ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 73
8
АВГУСТ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1988

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ · ТОМ 73 (1988) № 8

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*), Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Капралова Т. И. (*отв. секретарь*), И. О. Байтулин, Э. Ц. Габриэлян, Б. Н. Головкин, Н. И. Караева, Л. И. Малышев, Г. Ш. Нахуцришвили, Л. И. Орёл, К. М. Сытник, Х. Х. Трасс, С. С. Харкевич

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*), B. N. Norin (*Associate Editor*), A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), T. I. Kapralova (*Secretary*), I. O. Baytulin, E. Ts. Gabrielian, B. N. Golovkin, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. I. Malyshev, G. Sh. Nakhutzrishvili, L. I. Oryol, K. M. Sytnik, H. H. Trass

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *А. З. Лакомская* и *Г. А. Самаковская*

Сдано в набор 11.05.88. Подписано к печати 3.08. М-88. 38300. Формат бумаги 70×100 1/16. Бумага книжно-журнальная. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 13
Усл. кр.-отт. 13.45. Уч.-изд. л. 15.01. Тираж 2164. Тип. зап. 403.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.19 : 582

В. С. Шнеер

ИММУНОХИМИЧЕСКИЙ МЕТОД СРАВНЕНИЯ БЕЛКОВ В СИСТЕМАТИКЕ РАСТЕНИЙ

V. S. SCHNEYER. IMMUNOCHEMICAL METHOD OF COMPARISON OF PROTEINS AS A TOOL IN PLANT SYSTEMATICS

Рассматривается иммунохимический (серологический) метод оценки сходства белков в применении к систематике высших растений — история, принцип метода, краткое описание методик, современное состояние исследований на белках семян, пыльцы и листьев. Обсуждается ряд сложностей и возможных источников ошибок при постановке экспериментов и интерпретации результатов. Несомненна целесообразность использования метода при установлении филогенетических связей между видами, родами, трибами, близкими семействами. Вопрос о применимости метода к таксонам более высокого ранга требует дальнейшего изучения.

Полезность сведений о структуре макромолекул — белков и нуклеиновых кислот — для систематики в настоящее время не вызывает сомнений. Одна из последних сводок достижений в этой области — сборник «Proteins and nucleic acids in plant systematics» (1983). Авторы его особо выделяют ценность расшифрованных аминокислотных и нуклеотидных последовательностей, но признают, что в связи с трудоемкостью и дороговизной этих исследований нельзя рассчитывать на скорое внедрение их в систематику. Большое внимание в сборнике уделено серологическому методу, дающему косвенную оценку сходства белковых молекул, достаточно простому и доступному для систематиков.

Первые попытки использовать возможности иммунохимии для решения задач систематики растений были сделаны в начале нашего века, когда метод назывался «серодиагностический» (от латинского serum — сыворотка). В то время еще не было хороших методов выделения, очистки и фракционирования белков, а также методов иммунохимического анализа, да и механизмы иммунного ответа и всех связанных с этим явлений были неясны. Тем не менее в 1911—1936 гг. в Германии весьма активно серодиагностический метод применяли две группы исследователей — C. Mez в Кенигсберге и E. Gilg, P. H. Schürhoff в Берлине. Группой Mez были изучены десятки таксонов, включая не только высшие растения, но и водоросли, грибы и микроорганизмы и построено «Кенигсбергское серодиагностическое древо» (Mez, Ziegenspeck, 1926). Однако данные, полученные этой группой, не подтверждались в работах берлинских исследователей, подвергались острой критике и данные, и сам метод (Gilg, Schürhoff, 1927). К тому же в Кенигсберге были допущены грубые ошибки при получении сывороток, и в конце концов метод был дискредитирован и к нему почти утрачен интерес. Этот ранний этап подробно рассмотрен в двух работах (Chester, 1937; Розанова, 1946).

Однако в Германии продолжал поиски в указанном направлении на растительном материале O. Moritz, пытаясь усовершенствовать методики. В США в университете Ратгерс серологический метод получил дальнейшее развитие и был успешно применен в зоологической систематике (Boyden, 1943), позже

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1988 г.

ботанической, в работе M. Johnson (1954), а затем сотрудниками лаборатории D. E. Fairbrothers. Тем временем развитие молекулярной биологии, химии белков и нуклеиновых кислот привело к пониманию того, что изучение структуры этих макромолекул может многое дать для систематики и эволюционных построений. Становление и стремительный прогресс иммунохимии, совершенствование ее методов сопровождались широким их внедрением в биологию. Все это привело к возрождению интереса к иммунохимическому методу среди ботаников-систематиков. На рубеже 60-х годов, кроме США и ФРГ, метод начинают использовать в Великобритании, ЧССР, Италии; в СССР в лаборатории В. Г. Конарева стали применять метод для изучения культурных растений и их родичей, в 1971 г. по инициативе А. Л. Тахтаджяна и при помощи докторов J. Kloz и E. Klozova (ЧССР) была организована группа в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград). Все эти группы активно действуют в настоящее время, проводятся работы и в других городах и странах.

Принцип метода

Развитие иммунохимии дало возможность лучше понимать процессы, лежащие в основе серологического метода.

В ответ на введение чужеродного белка — антигена — в организме позвоночного животного образуются и обнаруживаются в сыворотке крови специфические белки-иммуноглобулины — антитела (АТ). При этом в сыворотке, называемой также антисывороткой (АС), образуются АТ разных типов — каждый тип специфичен по отношению к определенному, сравнительно небольшому участку молекулы антигена, называющемуся антигенной детерминантой (АД). Эту АД антитело «узнает», с нею связывается. Соответствие АД и АТ не является абсолютным — иногда замена даже одной аминокислоты (АК) в АД делает ее не узнаваемой для АТ, но чаще несколько измененную АД антитело все же узнает. АС, получаемые от животных и содержащие множество различных АТ — продуктов различных клонов антителообразующих клеток, называют поликлональными. Если поликлональную АС соединить in vitro с раствором вводившегося (гомологичного) белка, АТ образуют с ним комплекс, который при условии достаточной концентрации выпадет в осадок (преципитат). Если же взять не гомологичный белок, а другой (гетерологичный), сходный с ним, принадлежащий родственному таксону, преципитат также образуется, но в меньшем количестве, так как часть АД будет изменена вследствие замен АК и будет хуже узнаваться антителами, а другие АД в гетерологичном белке совсем не будут представлены. Чем менее родственны таксоны, тем более отличен гетерологичный белок от гомологичного и тем слабее он будет связывать АТ.

Нужно сказать, что долгое время полагали, что число АД на молекулу невелико и может быть строго определено. Не так давно большая группа иммунологов пришла к заключению, что все или почти все АК, находящиеся на поверхности белковой глобулы, могут входить в состав тех или иных АД, которые могут перекрываться (Benjamin et al., 1984). Если учесть, что на поверхности может находиться треть и более всех АК, составляющих белок (Prager, Wilson, 1971), и именно там локализуется большая часть замен АК, то получается, что серологический метод позволяет вести сравнение по большой части молекулы. Кроме того, по современным представлениям, практически все АД являются конформационными, т. е. включают АК, не только соседствующие в полипептидной цепи, но и те, которые сближены в результате изгибов молекулы при укладке в глобулу (Benjamin et al., 1984). Этим, возможно, объясняется тот факт, что различия по АК-последовательностям белков не всегда строго коррелируют с серологическими различиями, хотя во многих случаях корреляция хорошая (Prager, Wilson, 1971; Wallace, Boulter, 1976a, b).

Несколько лет назад был разработан метод получения в культуре тканей моноклональных АС (с помощью так называемых гибридом), каждая из которых содержит только идентичные АТ, производимые одним клоном клеток и специфичные по отношению к одной АД (см.: Мечетнер, Червонский, 1984). Моноклональные АС могут быть использованы в серотаксономических исследованиях (Fazecas de St. Groth, 1983), но ввиду технической сложности метод пока применяется редко.

Описание экспериментальных приемов

Для получения АС обычно используют кроликов. После нескольких инъекций антигена и проверки активности (титра) АС делают отбор крови, отделяют сыворотку от форменных элементов и хранят в замороженном или лиофилизированном состоянии. В зависимости от цели работы иммунизация длится от нескольких недель до нескольких месяцев. Обычно при более длительной иммунизации получают менее специфичные АС (дающие перекрестные реакции с белками более отдаленных таксонов).

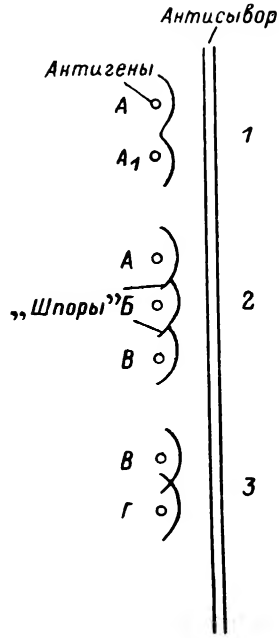
Поликлональные АС (содержащие АТ ко многим АД) реагируют с белками с образованием преципитатов. Если реакцию проводить в растворе, наблюдается помутнение, которое можно регистрировать с помощью нефелометра. Сравнивая образование преципитатов в реакциях с гомологичным и гетерологичными белками, судят о степени сходства этих белков. При этом получают хотя и количественную, но крайне обобщенную характеристику, если используют белковую смесь (как нередко бывает в серотаксономии растений).

Чаще реакцию проводят в геле, агаровом или крахмальном, где белковые молекулы, диффундируя, подвергаются фракционированию по молекулярной массе. В наиболее распространенном варианте постановки реакции, называемом двойной иммунодиффузией (ДИ), антигены и АТ диффундируют навстречу друг другу, а в месте их встречи образуется линия преципитации (одна или несколько в зависимости от гетерогенности молекул белка). Обычно в гомологичной реакции наблюдается большее число линий, чем в гетерологичной. По убыванию числа линий судят об уменьшении сходства белков. Если лунки с разными белками поместить рядом, то взаимное расположение линий преципитации позволяет получить дополнительную информацию о сходстве белков (см. рисунок). Метод учета образующихся при такой постановке «шпор» часто применяется, иногда с математической обработкой результатов (R. Lester et al., 1983).

Иммуноэлектрофорез (ИЭФ) — метод, сочетающий электрофорез с диффузией. При этом белок подвергается электрофорезу, т. е. разделению в электрическом поле на фракции, различающиеся по величине молекул и их заряду, а затем добавляется АС и происходит диффузия. Обычно число линий преципитации при ИЭФ больше, чем при ДИ. Здесь также сравнивают реакции гомологичного и гетерологичного белков с данной АС по числу и интенсивности линий. Метод ИЭФ позволяет выявить тонкие различия и чаще применяется при сравнении видов и близких родов, реже — для более отдаленных таксонов, так как число линий становится обычно малым и по ним трудно судить о различии белков.

Кроме обычного ИЭФ, разработан ряд вариантов, где белок подвергают электрофорезу в геле, содержащем АТ, — например двумерный перекрестный и ракетный иммуноэлектрофорез. Эти методы позволяют определять количественное содержание отдельных фракций белков и иногда оказываются очень ценными в таксономических исследованиях (Fairbrothers, 1980).

Еще один прием, позволяющий получить дополнительную информацию, — использование преадсорбированных (истощенных) АС. К АС предварительно добавляют определенное количество гетерологичного белка, избирательно осаждая компоненты (АТ), специфичные для этого белка. По реакции оставшихся в антисыворотке АТ с другими белками судят о сходстве белков между



1 — реакция идентичности: полное слияние линий; это не означает, что белки идентичны, но для данной АС они неразличимы, т. е. те АД, к которым есть АТ в этой АС, у этих белков (*А* и A_1) одинаковы. *2* — реакция частичной идентичности: одна из линий образует «шпору», пересекаясь с другой. Тот белок (*А*), линия которого дает «шпору», обладает не менее чем двумя АД (для которых в АС есть соответствующие АТ), отсутствующими у белка *Б*. Белок *В* менее сходен с белком *А*, чем белок *Б*. Проводя попарные сравнения белков, можно выстроить ряды убывания сходства. *3* — реакция неидентичности: линии образуют перекрест. Белки *В* и *Г* обладают разными общими с белком *А* антигенными детерминантами.

собой. Истощенные АС применяются давно, но в последние годы они получают все большее распространение в серотаксономии (Lester, 1984).

При проведении реакции в растворе результаты определяют по мутности и выражают в процентах, принимая за 100 % значение гомологической реакции. В количественных вариантах иммуноэлектрофореза результаты определяют по площади пиков или пятен на фореграмме. В реакциях ДИ и ИЭФ, где рассматривают линии преципитации, их число и интенсивность оценивают визуально и выражают в условных единицах. Иногда просто регистрируют наличие или отсутствие линий, что, на наш взгляд, недостаточно, так как интенсивность линии может колебаться в значительных пределах. Но и фиксация множества градаций создает иллюзию точности, которая не может быть достигнута на самом деле. По-видимому, оптимальным является различение 3—4 степеней интенсивности линии или реакции.

При обработке результатов иногда применяют математический обсчет и компьютерный анализ (Lester et al., 1983; Piechura, Fairbrothers, 1983).

Все методики являются взаимодополняющими — чем больше их использовано, тем более детальную и достоверную картину удается получить. Подробное описание иммунохимических методик, применяемых в серотаксономии, можно найти в специальных руководствах (например, A. J. Crowle, 1961; Руководство по количественному иммуноэлектрофорезу, 1977; Иммунологические методы, 1979, и др.).

Исследование различных растительных белков

В зоологической серотаксономии наиболее интересные результаты были получены на сывороточных альбуминах млекопитающих и лизоцимах птиц (Wilson et al., 1977). В ботанике чаще всего использовали запасные белки семян, но исследовали и другие белки.

Белки листьев и других вегетативных органов. Из белков листьев биохимически лучше других изучены некоторые ферменты и белки дыхательной цепи. Сопоставление их структуры у разных таксонов проводится пока чаще биохимиками в плане выяснения возможностей использования их для систематики.

Фермент Рубиско (рибулозо-1,5-дифосфаткарбоксилаза) содержится в листьях в относительно больших количествах. Серологическое сравнение Рубиско проводилось в семействах *Solanaceae*, *Chenopodiaceae*, *Brassicaceae* и ряде других (Gray, 1977; Murphy, 1978). С его помощью лучше всего удавалось изучать взаимоотношения видов, внутривидовых таксонов, определять родительские виды у гибридов (Jensen et al., 1983).

Была сделана попытка иммунологического сравнения пластоцианина из листьев растений разных семейств. Это умеренно консервативный белок, и были получены интересные результаты, но оказалось, что он обладает слабой иммуногенностью, что затрудняет его использование в серотаксономии (Wallace, Boulter, 1976a, b).

Иммунологическое сравнение нитратредуктазы с помощью поликлональных и моноклональных АС показало различие ферментов у однодольных и двудольных, а в ряде случаев — у таксонов одного класса (Cherel et al., 1986).

Авторы, использовавшие моноклональные АС на фермент из пластид — 5-аминолевулинат-дегидратазу из *Spinacia*, — исследовали белки покрытосеменных, голосеменных, папоротников, мхов и водорослей и построили дендрограмму, согласующуюся с классическими представлениями (Schneider, Ziedgens, 1981).

Белки клубней изучали у рода *Solanum* (Gell et al., 1960; Lester, 1965; Lester et al., 1983). Эти работы многое дали как для систематики рода *Solanum*, так и для развития серотаксономического метода.

Изучение легоглобинов — белков из клубеньков бобовых с АС на белок люпина — позволило предложить филогенетическую схему бобовых, хорошо согласующуюся, по мнению авторов, с традиционной (Hurrell et al., 1977).

Белки пыльцы. Серологические исследования белков пыльцы носят более выраженный таксономический характер, но при этом неизвестно, какие именно белки исследуются, каковы их функции, хотя предполагают, что, с одной стороны, большая часть белков пыльцы участвует в узнавании на поверхности рыльца, с другой — это могут быть белки-аллергены (Petersen, 1983; Knox, 1984).

Впервые серотаксономическое сравнение белков пыльцы было проведено на четырех видах рода *Typha* параллельно с исследованием белков семян (Lee, Fairbrothers, 1969). В целом результаты по белкам пыльцы и семян совпадали, но авторы пришли к заключению, что белки семян оказались полезнее для окончательных выводов. Серологическое изучение белков спор папоротников из порядков *Osmundales* и *Cyatheales* было результативным на уровне видов одного рода и выявило значительные различия родов из разных порядков (Petersen, Fairbrothers, 1971). Было проведено исследование белков пыльцы 35 родов злаков, принадлежащих к различным трибам и подсемействам, с помощью АС на белки *Lolium* и *Cynodon* методом ДИ (Watson, Knox, 1976). Рассмотрение таксономических отношений не являлось непосредственной целью работы, но корреляция распределения антигенных фракций с положением видов в системе была обнаружена и обсуждена. Исследование белков пыльцы ряда однодольных (Чупов, 1984) подтвердило обособленное положение *Liliaceae* s. str. и некоторые другие выводы, сделанные ранее по результатам изучения белков семян.

Несколько работ посвящено изучению белков пыльцы таксонов, входящих в группу «сережкоцветных» («Amentiferae»). Исследованы взаимоотношения родов, принадлежащих к семейству *Betulaceae* (Brunner, Fairbrothers, 1979), подтверждено относительно близкое родство семейств *Betulaceae*, *Juglandaceae*, *Myricaceae*, *Fagaceae* (Чупов, 1978; Petersen, Fairbrothers, 1979), показано сходство по белкам пыльцы рода *Leitneria* с сем. *Simaroubaceae* и рода *Amphipterygium* с сем. *Anacardiaceae* (Petersen, Fairbrothers, 1983). Исследование белков 22 родов, принадлежащих к 14 семействам «Amentiferae» (с помощью полных и истощенных АС на белки 12 родов), позволило отнести большинство родов к двум группам, соответствующим надпорядкам *Rutianae* и *Rosianae*; особняком стоящими оказались роды *Fraxinus*, *Humulus*, *Morus* (Petersen, Fairbrothers, 1985).

В целом число работ, выполненных на белках пыльцы, еще очень мало, и пока трудно судить, таксоны каких рангов лучше всего исследовать с их помощью.

Белки семян. Бо́льшая часть серотаксономических исследований выполнена на белках семян, среди которых преобладают запасные белки. Они оказались удобными по целому ряду́ причин. Содержание этих белков в семенах многих растений высокое, они обладают хорошей иммуногенностью, стабильны в растворе. Запасные белки в семенах представлены несколькими типами, которые различаются по молекулярной массе, аминокислотному составу и другим свойствам, в том числе по растворимости — водорастворимые (альбумины), солерастворимые (глобулины), спирторастворимые (проламины), щелочерастворимые (глютелины). У двудольных и большинства однодольных преобладают глобулины, у злаков — проламины и глютелины. Глобулины — гетерогенная группа, включающая несколько белков, среди которых преобладают обычно так называемые легуминоподобные (мол. масса 300—360 тыс.) и вицилиноподобные (мол. масса 110—220 тыс.). Они обладают четвертичной структурой (состоят из субъединиц). Запасные белки семян (ЗБС) лучше изучены у культурных растений, преимущественно злаков и бобовых. Литература, посвященная ЗБС культурных растений (в том числе и серотаксономическая), весьма обширна и детально рассмотрена в ряде работ (Klozova, 1978; Конарев, 1983; Seed proteins, 1983; Соболев, 1985), и мы будем лишь изредка ее касаться.

В серотаксономии злаков и бобовых нередки работы, выполненные на индивидуальных белках (Kloz, Klozova, 1974; Егги, Гаврилюк, 1985). Изучение остальных растений проводилось главным образом на суммарных глобулинах, и лишь изредка — на отдельных белках (Jensen, Penner, 1980). Оправданы оба подхода — изучение суммарных белков выявляет более общую картину, но не позволяет учесть вклад отдельных фракций. Результаты, полученные на одном белке, более интересны с биохимической точки зрения, более определенны, но их таксономическая интерпретация должна быть очень осторожной, так как изменения в разных белках накапливаются в разном темпе. Высказано предположение, что «молекулярные часы» у растений, если и идут, то весьма неравномерно (Антонов, Троицкий, 1986). Рассмотрение АК-последовательностей четырех белков (пластоцианина, ферредоксина, цитохрома С, Рубиско) растений из разных семейств показало, что для построения филогенетических деревьев, не слишком противоречащих общепринятым (по мнению авторов), нужны данные не менее чем по трем разным белкам (Martin et al., 1985).

Иммунологическое сравнение ЗБС проводилось на разных таксономических уровнях — от внутривидового до надпорядкового.

Много успешных исследований посвящено изучению взаимоотношений видов в пределах рода — *Phaseolus* (Klozova, 1978), *Viburnum* (Hillerbrand, Fairbrothers, 1969), *Magnolia* (Pickering, Fairbrothers, 1967), *Allium* (Klozova et al., 1981), ряда родов из сем. *Ranunculaceae* (Jensen, 1968; Чупов, 1973; Морозова, 1978) и др. При этом, как правило, удавалось разделить роды на группы, часто соответствующие подродам или секциям, а также расположить эти группы по мере близости друг к другу, а иногда и к близким родам того же семейства.

Столь же, очевидно, результативным было применение метода при решении проблем отношений таксонов внутри семейства (или ряда близких семейств) — *Magnoliaceae* (Johnson, Fairbrothers, 1965), *Ranunculaceae* (Jensen, 1968), *Caprifoliaceae* (Hillerbrand, Fairbrothers, 1970), *Apiaceae* (Pickering, Fairbrothers, 1970), *Nymphaeaceae* (Simon, 1971), *Berberidaceae* (Jensen, 1974), *Rubiaceae* (Lee, Fairbrothers, 1978), *Primulaceae* (Jutta, 1978), *Brassicaceae* (Kolbe, 1982), *Oleaceae* (Piechura, Fairbrothers, 1983), *Fabaceae* (Cristofolini, Peri, 1983), *Poaceae* (Хавкин и др., 1982), *Iridaceae* (Шнеер, 1986; Шнеер, Кутявина, 1986) и др. В пределах семейств обнаруживалась дифференциация на трибы, в разной мере связанные между собой и проявляющие различную степень гетерогенности. Принадлежность родов к тем или иным трибам, филогенетические связи родов выявлялись иногда весьма убедительно.

Знакомство с серотаксономическими работами, исследующими таксоны ранга рода и семейства, показывает, что обычно результаты согласуются с данными, полученными другими методами, дополняют их, подтверждают те таксономические решения, которые принимались на основе рассмотрения возможно большего количества признаков. U. Jensen и B. Grumpe (1983) считают, что анализ серологических реакций ЗБС наиболее результативен при рассмотрении отношений родов и триб.

Сложнее пока оценить значение серотаксономии ЗБС для изучения таксонов более высокого ранга. Серологические реакции АС с белками из весьма отдаленных таксонов (других семейств и порядков) обнаруживались еще в работах школы Меца, причем порой они были столь неожиданными с точки зрения систематика, что получили название антисистематических, или асистематических, реакций. Позднее пришли к выводу, что такие реакции имеют строго иммунохимическую природу, связаны с существованием широко распространенных среди растений АД и могут рассматриваться как материал для макросистематики (Moritz, Rohn, 1956; Frohne et al., 1961). Подчеркивалось, что нельзя исключить и возможность конвергентных (асистематических) реакций, но соответствующая постановка экспериментов (в частности, использование истощенных АС) позволяет выявить их и учесть при анализе данных (Moritz, 1966). После этого в печати стали появляться серотаксономические работы, изучающие отношения семейств и порядков путем сравнения ЗБС. Были проведены исследования, ставившие целью определить отношения ряда одно- и двудольных с членами пор. *Nymphaeales* (Simon, 1971) и пор. *Typhales* (Lee, Fairbrothers, 1972). Сделаны заключения о наличии серологического сходства белков *Nymphaeales* с белками *Magnoliales*, *Laurales*, *Ranunculales*, *Papaverales*, а белков *Typha* с белками *Sparganium*. Но в обоих исследованиях неожиданно обнаружились сильные реакции с белками специализированных лилейных — агавовых (*Jucca*, *Agave*). J. P. Simon счел эти реакции асистематическими, а D. W. Lee и D. E. Fairbrothers объяснили их возможным присутствием лектинов (см. ниже).

Тем не менее в последующие годы интенсивно изучались отношения высших таксонов путем иммунологического сравнения ЗБС. Тщательно (в течение 15 лет), с применением почти всего арсенала методов (нефелометрия, ДИ и ИЭФ с полными и истощенными АС) исследовали отношения таксонов в пор. *Cornales* (Fairbrothers, 1977; Brunner, Fairbrothers, 1979). Правомерность помещения одних таксонов в *Cornales* была подтверждена, других — отвергнута. В. С. Чупов и Н. Г. Кутявина (1978, 1981) изучали отношения широкого круга таксонов, относимых к сложной группе лилиецветных, включающей несколько порядков, с помощью ИЭФ с полными АС. Была выявлена сложная картина, свидетельствующая о значительной гетерогенности как всей группы, так и многих входящих в нее порядков и семейств, обоснованы некоторые филогенетические связи. Группа западногерманских исследователей изучала отношения семейств и порядков подкласса *Dilleniidae* — *Primulales* (Frohne, John, 1978), *Capparales* (Kolbe, 1978), *Theales* (Jutta, Kolbe, 1980) и др. Исследовали отношения сем. *Rubiaceae* и ряда родственных семейств (Lee, Fairbrothers, 1978), *Iridaceae* и *Liliaceae* (Шнеер, 1983), сем. *Juglandaceae* и некоторых семейств подкласса *Hamamelididae* (Polechko, Clarkson, 1986). Серологический подход был с успехом применен как часть комплексного исследования, ставящего целью определить место рода *Aralidium* среди семейств подкласса *Rosidae* (Fairbrothers, 1980).

Один из ведущих специалистов в серотаксономии U. Jensen уделил много внимания выяснению возможностей серологии в систематике высших таксонов. Нужно сказать, что какое-то время предполагалось, что ЗБС обладают узкой специфичностью, это видно по их названиям — глицинин (из сои), гелиантин (из подсолнечника) и т. п. C. Büttner и U. Jensen (1981) выделили и очистили белки аквилегилин из *Aquilegia* (*Ranunculaceae*) и тубифлорин из *Digitalis*

(*Scrophulariaceae*), получили на них АС, показали (или по крайней мере высказали предположение), что они гомологичны, и обнаружили наличие белков, серологически сходных с этими двумя белками, в семенах растений из разных семейств дву- и однодольных (Jensen, Büttner, 1981). Jensen участвовал в работе по установлению филогенетических связей пор. *Saxifragales* путем сравнения суммарных глобулинов (Grund, Jensen, 1981).

Тем не менее в статье, посвященной ЗБС (Jensen, Grumpe, 1983), в главе «Градация и систематическое значение серологических реакций» говорится следующее: «Хотя обычно антигены из разных семейств, порядков, подклассов или классов могут давать перекрестные реакции, свидетельствующие о более или менее понижающейся способности связывания антигенов с АТ по мере роста удаленности таксонов, эти данные не дают определенных и полезных (strong and useful) таксономических оценок. Формирующиеся преципитаты малы, и шпоры или реакции с истощенными АС трудно наблюдать и оценивать» (с. 248). Несмотря на столь пессимистическое заявление, вскоре вышла статья Jensen и Greven (1984), где авторы, получив АС на выделенный ими легуминоподобный белок из семян *Magnolia*, проверили с помощью этой АС наличие реакции с белками семян 214 видов растений из 92 семейств (однодольных и двудольных) и на основании полученных данных сделали выводы по очень важному вопросу — о связи *Magnoliidae* и *Hamamelididae*, который систематиками решается по-разному. Никаких оценок значимости данных и обоснованности выводов в статье не делалось.

Как же оценивать достоверность таксономических построений, в основу которых положено серологическое сходство ЗБС высших таксонов? По-видимому, нужно избегать крайних оценок: не следует оставлять без внимания такого рода данные, но нельзя и преувеличивать их значение.

В пользу первого говорят результаты изучения ЗБС культурных растений, полученные в последние годы. Если ранее изучение главным образом физико-химических параметров белков свидетельствовало о их различии у разных растений, то расшифровка АК-последовательностей и развитие иммунохимических методов показали наличие гомологичных участков в ЗБС далеко отстоящих друг от друга таксонов — глобулинах злаков и бобовых, проламинах злаков и ЗБС других семейств (Zhao et al., 1983; Kreis et al., 1985; Robert et al., 1985). Участки эти малы и выявлялись иммунохимически с помощью меченых АТ (метод, гораздо более чувствительный, чем те, что использовались пока в серотаксономии). Если гомологичные участки есть в ЗБС столь отдаленных групп, как бобовые и злаки, можно ожидать их наличие у всех покрытосеменных. Показано, что АС на субъединицы лучше связывались с белками отдаленных таксонов, чем АС на целые нативные белки — предполагается, что какие-то консервативные АД могут быть экранированы в целых белках (Zhao et al., 1983). Вероятно, анализ субъединиц расширит возможности серотаксономии. Однако пока неизвестно, свидетельствуют ли малые гомологичные участки о филогенетической общности. Возможно, дальнейшие молекулярно-биологические исследования прояснят это.

Нужно всегда помнить при сравнении белков отдаленных таксонов, что гомологичные участки в них (и соответственно число общих АД) могут быть весьма малы. Хотя обычно считается (и вполне справедливо), что наличие серологической реакции более показательно, чем ее отсутствие, нужно учитывать такие явления, как иммунодоминантность отдельных АД — более высокую иммуногенность по сравнению с другими (Benjamin et al., 1984), и индивидуальность иммунного ответа животного. Влияние этих факторов нивелируется (хотя не может исключаться совсем) при сравнении весьма сходных белков родственных таксонов, когда в реакции участвует множество различных АТ к различным АД. Когда же реакция определяется ограниченным числом АД, упомянутые факторы могут иметь большое значение и привести к ошибочным выводам.

В целом, по-видимому, применимость серологического метода для определения филогенетических связей далеко отстоящих друг от друга таксонов (имеются в виду не только ЗБС, но и другие белки) пока нельзя считать строго доказанной.

Лектины. Лектины (Л) — разнообразные белки, общим свойством которых является способность специфически соединяться с углеводами, свободными или входящими в состав гликопротеидов (см.: Goldstein, Hayes, 1978). В растениях Л обнаруживаются в семенах, листьях, клубнях, пыльце представителей многих семейств, хотя чаще всего и в наибольших количествах — в семенах бобовых. Функции лектинов пока неизвестны, предполагают, что они участвуют в процессах, решающей стадией которых является узнавание между клетками (Королев, 1984).

Показана гомология последовательностей и наличие общих АД у ряда Л бобовых (Howard et al., 1979) и предполагается наличие общего предкового гена для многих Л (Королев, 1984), но их таксономическую значимость пока трудно оценить. Между тем для серотаксономии имеет значение то, что Л экстрагируются в условиях, сходных с теми, какие применяются для экстракции глобулинов, и могут соединяться с углеводами, содержащимися в иммуноглобулинах, искажая картину взаимодействия антигенов в АТ. Это нужно иметь в виду в случае неожиданных сильных гетерологических реакций. Присутствие Л можно обнаружить с помощью специальных тестов, что иногда и делалось серотаксономистами (Lee, Fairbrothers, 1972).

К использованию серологических данных систематиками

Рассматривая результаты (выводы) ряда серологических работ, выполненных в последние годы разными авторами на разных таксономических уровнях, R. Dahlgren (1983) замечает: «Так как ботаники, не обладающие достаточной серологической подготовкой, вероятно, будут черпать информацию из выводов, сделанных серологом, вместо того, чтобы изучать данные, крайне важно серологу обращать внимание на то, чтобы лучше формулировать выводы, делать все необходимые оговорки, указывать возможные источники ошибок, делать все, чтобы не упустить потенциально важные детали» (с. 372). Однако работы не всегда удовлетворяют перечисленным требованиям, причем, возможно, серологи иногда просто считают излишним повторять то, что кажется им давно известным. Конечно, автор конкретного исследования имеет больше возможностей оценить свои результаты и определить, где они дают однозначный ответ, а где позволяют сделать лишь предварительные выводы. Однако если указаний такого рода нет, систематик может и сам оценить характер выводов, сделанных в серологической работе, без детального ознакомления с данными, учитывая ряд обстоятельств.

1. Как и при работе другими методами, в серологии опасно ограничиваться изучением типичного (а тем более случайно взятого) представителя. Если серологические реакции белков разных родов одного семейства с АС на белок рода из другого семейства значительно различаются, опасно ориентироваться на среднее значение. Обычно принимается, что белки видов одного рода дают одинаковые реакции с АС на белки другого рода (Jensen, Grumpe, 1983). В принципе это верно. Но если исследуются реакции белков видов большого и гетерогенного рода с АС на белок близкого рода, то реакции могут сильно различаться — это было обнаружено у *Magnolia* (Johnson, Fairbrothers, 1965), *Phaseolus* (Klozova, 1978) и других.

2. Даже в пределах одной работы информативность результатов неодинакова. Обычно место таксона удается определить точнее, когда имеется АС на белки этого или близкого к нему таксона (затрагивается большее число АД). Увеличивая набор АС, можно получить более детальную картину сходства белков исследуемых таксонов.

3. К сожалению, зачастую нет возможности достать материал в количестве, необходимом для получения АС на белок интересующего таксона. В этом случае постановка реакций с истощенными АС и учет «шпор» позволяют извлечь дополнительную информацию (к той, которую дают реакции с полными АС), т. е. сделать более обоснованные выводы.

4. E. Klozova (1978) связывает неудачу серодиагностической школы Mez с тем, что они поставили перед собой слишком сложную задачу — рассмотрение отношений всех групп растений. И в наше время попытки охватить в одном исследовании слишком большую группу таксонов ведут к увеличению неопределенности данных и вынуждают исследователя примиряться с «выпадающими» результатами. Как мы старались показать выше, такие «выпадения» вызываются рядом причин, которые в принципе можно выявить, но при большом количестве разнородного материала это становится технически малореальным. Исследование серологической гетерогенности в пределах таксонов низшего ранга позволяет своевременно выявить «выпадающие» таксоны и разобраться с ними — это более длинный, но более надежный путь.

Что касается самих серотаксономистов, то им следует не упускать из виду как достижения иммунохимии (помогающей лучше понимать природу реакций АТ—белок) и молекулярной биологии (осуществляющей прямое сравнение АК-последовательностей белков), так и сведения, поставляемые биохимией, цитохимией, физиологией и другими науками. В применении к макросистематике пока нет столь же доступного метода сравнения белков, как серологический, и необходимо предпринимать все возможное, чтобы делать его более точным.

ЛИТЕРАТУРА

Антонов А. С., Троицкий А. В. Результаты изучения эволюции рРНК растений заставляют усомниться в универсальности гипотезы молекулярных часов. — Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1986, т. 22, № 4, с. 343—350. — *Егги Э. Э., Гаврилюк И. П.* Иммунохимическая специфичность вицилино- и легуминоподобных белков в связи с эволюцией и систематикой семейства *Fabaceae*. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 7, с. 929—936. — *Иммунологические* методы / Ред. Х. Фримель. М.: Мир, 1979. 518 с. — *Конарев В. Г.* Белки растений как генетические маркеры. М.: Колос, 1983. 351 с. — *Королев Н. П.* Функции лектинов в клетке. М.: ВИНИТИ, 1984. 349 с. — *Мечетнер Е. Б., Червонский А. В.* Метод гибридом и его возможности. — Природа, 1984, № 9, с. 80—88. — *Морозова Н. С.* Биосистематическое изучение видов рода *Caltha* L. (*Ranunculaceae*) флоры СССР: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1978. 19 с. — *Ричардс Ф., Варга Дж., Розенстайн Р.* Антигенсвязывающая область иммуноглобулинов. — В кн.: Структура и функции антител. М.: Мир, 1983, с. 76—112. — *Розанова М. А.* Экспериментальные основы систематики растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 255 с. — *Руководство* по количественному иммуноэлектрофорезу / Ред. Н. Аксельсен и др. М.: Мир, 1977. 216 с. — *Соболев А. М.* Запасание белка в семенах растений. М.: Наука, 1985. 112 с. — *Хавкин Э. Е., Мишарин С. И., Сухоржевская Т. Б.* Хемотаксономические исследования белков злаков. — В кн.: Нетрадиционные методы в исследованиях растительности Сибири. Новосибирск: Наука, 1982, с. 40—60. — *Чупов В. С.* Иммуноэлектрофоретические исследования в родах *Anemone* L., *Pulsatilla* Mill., *Hepatica* Mill. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 2, с. 189—198. — *Чупов В. С.* Сравнительное иммунофоретическое исследование белков пыльцы некоторых сережкоцветных. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 11, с. 1579—1584. — *Чупов В. С.* Положение *Liliaceae* s. str. (подсемейство *Lilioidae* семейства *Liliaceae* s. l.) в системе. Серологическое исследование. — Бот. журн., 1984, № 6, т. 69, с. 762—771. — *Чупов В. С., Кутявина Н. Г.* Сравнительное иммунофоретическое исследование белков семян лилейных. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 4, с. 473—492. — *Чупов В. С., Кутявина Н. Г.* Серологические исследования в порядке *Liliales*. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 1, с. 75—80. — *Шнеер В. С.* О взаимосвязи *Iridaceae* и *Liliaceae* s. l. по результатам серологического исследования белков семян. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 1, с. 49—54. — *Шнеер В. С.* Серологические исследования в семействе *Iridaceae*. О родстве родов *Crocus* и *Romulea* и трибы *Ixieae* s. str. — Бот. журн., 1986, № 3, с. 341—345. — *Шнеер В. С., Кутявина Н. Г.* Иммунохимический анализ взаимосвязи родов в трибе *Ixieae* s. l. сем. *Iridaceae*. — В кн.: Хемосистематика и эволюционная биохимия высших растений. (Тез. докл. III Всесоюз. совещ.). М.: ГБС АН СССР, 1986, с. 150—152. — *Benjamin D. C., Berzovsky J. A., East I. J.* et al. The antigenic structure of proteins: a reappraisal. — An. Rev. Immunol., 1984, vol. 2, p. 67—101. — *Boyden A.* Serology and animal systematics. — Amer. Nat., 1943, vol. 77, N 770, p. 234—255. —

Brunner F., *Fairbrothers D. E.* Serological investigation of the *Corylaceae.* — Bul. Tor. Bot. Club, 1979, vol. 106, N 2, p. 97—103. — *Büttner C.*, *Jensen U.* Homologization of storage proteins from *Aquilegia vulgaris* and *Digitalis purpurea.* — Biochem. Syst. Ecol., 1981, vol. 9, N 4, p. 251—256. — *Cherel J.*, *Marion-Poll A.*, *Meyer C.* et al. Immunological comparisons of nitratereductases of different plant species using monoclonal antibodies. — Plant Physiol., 1986, vol. 81, N 2, p. 376—378. — *Chester K. S.* A critique of plant serology. — Quart. Rev. Biol., 1937, vol. 12, N 1—3, p. 19—46, 165—190, 294—321. — *Cristofolini G.*, *Peri P.* Immunochemistry and phylogeny of selected *Leguminosae* tribes. — In: Proteins and nucleic acids in plant systematics. Berlin: Springer, 1983, p. 320—336. — *Crowle A. J.* Immunodiffusion. New York; London: Acad. Press, 1961. 333 p. — *Dahlgren R.* The importance of modern serological research for angiosperm classification. — In: Proteins and nucleic acids in plant systematics. Berlin: Springer, 1983, p. 366—394. — *Fairbrothers D. E.* Perspectives in plant serotaxonomy. — An. Mis. Bot. Gard., 1977, vol. 64, N 2, p. 147—160. — *Fairbrothers D. E.* Comparative serological investigation. The systematic position of *Aralidium* Miq. A multidisciplinary study. — Taxon, 1980, vol. 29, N 4, p. 412—416. — *Fazecas de St. Groth S.* Monoclonal antibodies: scope and limitations in phylogenetic studies. — In: Proteins and nucleic acids in plant systematics. Berlin: Springer, 1983, p. 129—139. — *Frohne D.*, *John J.* The *Primulales*: serological contribution to the problem of their systematic position. — Biochem. Syst. Ecol., 1978, N 4, p. 315—322. — *Frohne D.*, *Moritz O.*, *Jensen U.* Über die Behandlung der unerwarteten Reaktionen in der serologischen Verwandtschaftsforschung. — Flora, 1961, Bd 150, Hf 2/3, S. 332—352. — *Gell P. G. H.*, *Hawkes J. G.*, *Wright S. T. C.* The application of immunological methods to the taxonomy of species within the genus *Solanum.* — Proc. Roy. Soc. Bot., 1960, vol. 151, p. 364—383. — *Gilg E.*, *Schürhoff P.* Unsere Erfahrungen über die Brauchbarkeit der Serodiagnostik für die botanische Verwandtschaftsforschung. — Berl. Deutsch. Bot. Ges., 1927, Bd 45, S. 315—330. — *Goldstein J. J.*, *Hayes C. E.* The lectins: carbohydrate-binding proteins of plant and animals. — Adv. Carbohydr. Chem., 1978, vol. 35, p. 127—340. — *Gray J. C.* Serological relationships of fraction I proteins from species of the genus *Nicotiana.* — Plant Syst. Evol., 1977, vol. 128, N 1, p. 53—69. — *Grund C.*, *Jensen U.* Systematic relationships of the *Saxifragales* revealed by serological characteristics of seed proteins. — Plant Syst. Evol., 1981, vol. 137, N 1—2, p. 1—22. — *Hillerbrand G. R.*, *Fairbrothers D. E.* A serological investigation of intrageneric relationships in *Viburnum* (*Caprifoliaceae*). — Bul. Tor. Bot. Club, 1969, vol. 96, N 5, p. 556—567. — *Hillerbrand G. R.*, *Fairbrothers D. E.* Phytoserological systematic survey of the *Caprifoliaceae.* — Brittonia, 1970, vol. 22, N 2, p. 125—133. — *Howard J.*, *Kindinger J.*, *Shannon L. M.* Conservation of antigenic determinants among different seed lectins. — Arch. Bioch. Biophys., 1979, vol. 192, N 2, p. 457—465. — *Hurrell J. G. R.*, *Thulborn K. R.*, *Broughton W. J.* et al. Leghemoglobins: immunochemistry and phylogenetic relationships. — FEBS Letters, 1977, vol. 84, N 2, p. 244—246. — *Jensen U.* Serologische Beiträge zur Systematik der *Ranunculaceae.* — Bot. Jahrb., 1968, Bd 88, Hf 2—3, S. 204—304. — *Jensen U.* The interpretation of comparative serological results. — In: Chemistry in botanical classification. New York: Acad. Press, 1974, p. 217—226. — *Jensen U.*, *Büttner C.* The distribution of storage proteins in *Magnoliophytina* (angiosperms) and their serological similarities. — Taxon, 1981, vol. 30, N 2, p. 404—419. — *Jensen U.*, *Fairbrothers D. E.*, *Boulter D.* Symposium statement and conclusions. — In: Proteins and nucleic acids in plant systematics. Berlin: Springer, 1983, p. 395—398. — *Jensen U.*, *Greven B.* Serological aspects and phylogenetic relationships of the *Magnoliidae.* — Taxon, 1984, vol. 33, N 4, p. 563—577. — *Jensen U.*, *Grumpe B.* Seed storage proteins. — In: Proteins and nucleic acids in plant systematics. Berlin: Springer, 1983, p. 238—254. — *Jensen U.*, *Penner R.* Investigation of serological determinants from single plant storage proteins. — Biochem. Syst. Ecol., 1980, vol. 8, N 2, p. 161—170. — *Johnson M. A.* The precipitin reaction as an index of relationship in the *Magnoliaceae.* — Serol. Mus. Bul., 1954, N 13, p. 1—5. — *Johnson M. A.*, *Fairbrothers D. E.* Comparison and interpretation of serological data in the *Magnoliaceae.* — Bot. Gaz., 1965, vol. 126, N 4, p. 260—269. — *Jutta J.* Serological contribution to the taxonomy of the *Primulaceae.* — Biochem. Syst. Ecol., 1978, vol. 6, N 4, p. 323—327. — *Jutta J.*, *Kolbe K. P.* The systematic position of the «*Theales*» from the viewpoint of serology. — Biochem. Syst. Ecol., 1980, vol. 8, N 3, p. 241—248. — *Kloz J.*, *Klozova E.* The protein euphaseolin in *Phaseolinae* — a chemotaxonomical study. — Biol. Plantarum, 1974, vol. 16, N 4, p. 290—300. — *Kloz J.*, *Klozova E.*, *Turkova V.* Chemotaxonomy and genesis of protein characters with special reference to the genus *Phaseolus.* — Preslia, 1966, vol. 38, N 3, p. 229—237. — *Klozova E.* Protein pattern of some legume taxons' seeds and its chemotaxonomic significance. — Abhandl. Acad. Wis. DD, 1978, N 4, p. 177—188. — *Klozova E.*, *Turkova V.*, *Pitterova K.* et al. Serological comparison of seed proteins of some representatives of the genus *Allium.* — Biol. Plantarum, 1981, vol. 23, N 1, p. 9—15. — *Knox R. B.* The pollen grains. — In: Embryology of angiosperms. Berlin: Springer, 1984, p. 197—271. — *Kolbe K. P.* Serologischer Beitrag zur Systematik der *Capparales.* — Bot. Jahrb. Syst. Pflanz. und Pflanzengeogr., 1978, Bd 99, Hf 4, S. 468—489. — *Kolbe K. P.* Serological investigation of the structure of the *Brassicaceae.* — Plant Syst. Evol., 1982, vol. 140, N 1, p. 39—56. — *Kreiz M.*, *Forde B. G.*, *Rahman S.* et al. Molecular evolution of the seed storage proteins of barley, rye and wheat. — J. Mol. Biol., 1985, vol. 183, N 3, p. 499—502. — *Lee D. W.* Fairbrothers D. E. A serological and disc electrophoretic study of North American *Typha.* — Britto-

nia, 1969, vol. 21, N 3, p. 227—243. — *Lee D. W., Fairbrothers D. E.* Taxonomic placement of the *Typhales* within the monocotyledons: preliminary serological investigation. — Taxon, 1972, vol. 21, N 1, p. 39—44. — *Lee J. S., Fairbrothers D. E.* Serological approaches to the *Rubiaceae* and related families. — Taxon, 1978, vol. 27, N 2/3, p. 159—185. — *Lester R.* Immunological studies of the tuber-bearing Solanums. — An. Bot., 1965, vol. 29, N 116, p. 609—625. — *Lester R. N.* Pre-absorption — a valuable tool in serotaxonomical work. — Taxon, 1984, vol. 33, N 4, p. 578—580. — *Lester R. N., Roberts P. A., Lester C.* Analysis of immunotaxonomic data obtained from spur identification and absorption techniques. — In: Proteins and nucleic acids in plant systematics. Berlin: Springer, 1983, p. 275—300. — *Martin P. G. Boulter D., Penny D.* Angiosperm phylogeny studied using sequences of five macromolecules. — Taxon, 1985, vol. 34, N 3, p. 393—401. — *Mez C., Żiegenspeck H.* Der Königsberger serodiagnostische Stammbaum. — Bot. Arch., 1926, Bd 13, S. 483—485. — *Moritz O.* Revealing systematic distribution of protein characters by serological methods. — In: Symposium on the mutational process. Symp. ČSAV, Praha, 1966, p. 443—457. — *Moritz O., Rohn H. L.* Untersuchungen zum Problem der serologischen Fernreaktionen. — Planta, 1956, Bd 47, Hf 1, S. 16—46. — *Murphy T. M.* Immunochemical comparison of ribulose biphosphate carboxylases using antisera to tobacco and spinach enzymes. — Phytochemistry, 1978, vol. 17, N 3, p. 439—443. — *Petersen F. P.* Pollen proteins. — In: Proteins and nucleic acids in plant systematics. Berlin: Springer, 1983, p. 255—264. — *Petersen F. P., Fairbrothers D. E.* North American *Osmunda* species: a serological and disc electrophoresis analysis of spore proteins. — Amer. Middl. Nat., 1971, N 85, p. 437—457. — *Petersen F. P., Fairbrothers D. E.* Serological investigation of selected amentiferous taxa. — Syst. Bot., 1979, vol. 4, N 3, p. 230—241. — *Petersen F. P., Fairbrothers D. E.* A serotaxonomic appraisal of *Amphipterygium* and *Leitneria* — two amentiferous taxa of *Rutiflorae* (*Rosidae*). — Syst. Bot., 1983, vol. 8, N 2, p. 134—148. — *Petersen F. P., Fairbrothers D. E.* A serotaxonomic appraisal of the «Amentiferae». — Bul. Tor. Bot. Club, 1985, vol. 112, N 1, p. 43—52. — *Pickering J. L., Fairbrothers D. E.* A serological and disc electrophoretic investigation of *Magnolia* taxa. — Bul. Tor. Bot. Club, 1967, vol. 94, N 6, p. 468—479. — *Pickering J. L., Fairbrothers D. E.* A serological comparison of *Umbelliferae* subfamilies. — Amer. J. Bot., 1970, vol. 57, N 8, p. 988—992. — *Piechura J. E., Fairbrothers D. E.* The use of protein-serological characters in the systematics of the family *Oleaceae*. — Amer. J. Bot., 1983, vol. 70, N 5, p. 780—789. — *Polechko M. A., Clarkson R.* A serological study of the systematics of the *Juglandaceae*. — Biochem. Syst. Ecol., 1986, vol. 14, N 1, p. 33—39. — *Prager E. M., Wilson A. C.* The dependence of immunological cross-reactivity upon sequence resemblence among lysozymes. I. Micro-complement fixation studies. — J. Biol. Chem., 1971, vol. 246, N 19, p. 5978—5989. — *Proteins* and nucleic acids in plant systematics. Berlin: Springer, 1983. 398 p. — *Robert L. S., Khosrow A., Illimar A.* Homology among 3 S and 7 S globulins from cereals and pea. — Plant Physiol., 1985, vol. 78, N 4, p. 812—816. — *Schneider Hj. A. W., Ziedgens W.* An evolutionary tree based on monoclonal antibody-recognized surface features of a plastide enzyme (5-aminolevulinate dehydratase). — Zeitsch. Naturforsch., 1981, Bd 36c, S. 44—50. — *Seed* proteins. An. Proc. Phytochem. Soc. Europe. N 20. London: Acad. Press, 1983. 335 p. — *Simon J. P.* Comparative serology of the order *Nymphaeales*. II. Relationships of *Nymphaeaceae* and *Nelumbonaceae*. — Aliso, 1971, vol. 7, N 3, p. 325—350. — *Wallace D. G., Boulter D.* Immunological comparisons of plant plastocyanins. — Phytochemistry, 1976a, vol. 15, N 10, p. 137—141. — *Wallace D. G., Boulter D.* The sequence immunology correlation among higher plants plastocyanins. — Immunochemistry, 1976b, vol. 13, p. 831—835. — *Watson L., Knox R. B.* Pollen wall antigens and allergens: taxonomically-ordered variation among grasses. — An. Bot., 1976, vol. 40, N 167, p. 399—408. — *Wilson A. C., Carlson S. S., White T. J.* Biochemical evolution. — An. Rev. Biochem., 1977, vol. 46, p. 573—639. — *Zhao W. M., Gatehouse J. A., Boulter D.* The purification and partial amino acid sequence of a polypeptide from the glutelin fraction of rice grains homology to pea legumin. — FEBS Letter, 1983, vol. 162, N 1, p. 96—102.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 31 VIII 1987.

SUMMARY

Immunochemical (serological) method of the evaluation of protein affinity as a tool in the systematics of higher plants is considered. Included are the history, principles of the method, outline of experimental procedures and recent achievements in the studies using seed, pollen and leaf proteins. The difficulties and possible sources of error in the course of the experiment and in the interpretation of results are given. The serological method proved to be very effective in the elucidation of the phylogenetic relations among the species, genera, tribes and in some cases among the families. The applicability of the method to the higher taxa requires further study.

УДК 581.45 : 58 (4—191), 581.132 : 58.036 (571.651.8), 581.522.4 (985)

Т. В. Герасименко, И. А. Попова, Н. М. Александрова, Т. К. Гаген

СОДЕРЖАНИЕ ХЛОРОФИЛЛА И ФОТОСИНТЕЗ У РАСТЕНИЙ о. ВРАНГЕЛЯ В ТЕЧЕНИЕ ИХ ВЕГЕТАЦИИ

T. V. GERASIMENKO, I. A. POPOVA, N. M. ALEXANDROVA, T. K. GAGEN. CHLOROPHYLL CONTENT AND PHOTOSYNTHESIS IN PLANTS OF THE VRANGEL ISLAND IN THE COURSE OF THEIR GROWING

Определены содержание хлорофиллов (а+б) и потенциальная интенсивность фотосинтеза (ПИФ) в разные сроки вегетации у 25 видов растений о. Врангеля. В ряде сообществ выполнены фенологические и микроклиматические наблюдения. Показана временна́я согласованность динамики накопления зеленых пигментов, сезонных изменений ПИФ и ритмики фенологического развития растений. Максимум содержания пигментов в листьях и максимум ПИФ у растений всех феногрупп приходится на наиболее благоприятное время лета, когда в фитоценозах цветет наибольшее количество слагающих их видов растений. Обсуждается связь показателей содержания хлорофилла с динамикой роста листьев в разные фазы развития растений.

Арктические растения осуществляют ассимиляцию CO_2 в условиях короткого полярного лета, главными особенностями которого являются непрерывное освещение и низкая температура.

В ранее выполненных на о. Врангеля работах была показана способность обитающих здесь растений к 24-часовому непрерывному фотосинтезу. Динамика изменений потенциальной интенсивности фотосинтеза (ПИФ) определяется суточным ходом радиации и сопряженными с ней колебаниями освещенности и температуры и зависит от типа погоды (Герасименко, Заленский, 1973, 1982). Действие низкой температуры отчасти компенсируется у арктических растений способностью с высокой скоростью поглощать CO_2 при низких положительных температурах (Герасименко, 1973). Высокие величины ПИФ, а также широкая толерантность фотосинтеза по отношению к температуре (от —3 до +48 °С) были обнаружены у большинства исследованных 24 видов растений. Что же касается их отношения к свету, то нередко в пределах одного ценоза наблюдается значительная межвидовая дифференциация: есть и крайне светолюбивые растения (у которых насыщение ПИФ светом отсутствует или наступает при очень высокой освещенности), и виды с более низкими требованиями ассимиляционного аппарата к свету (Герасименко, Китсинг, 1974).

При характеристике отношения арктических растений к свету встает вопрос о пигментах пластид, являющихся фоторецепторами в процессе фотосинтеза. Однако сведения о них можно найти лишь для растений двух географических точек Заполярья: г. Кировск в Хибинах на Кольском п-ове (Закман, 1969; Лукьянова и др., 1986) и мыс Барроу на Аляске (Tieszen, 1970, 1973). Для высокоширотной Арктики, в том числе для арктических тундр островов Северного Ледовитого океана, данные о содержании хлорофилла в листьях растений отсутствуют.

С продвижением растений на север их развитие осуществляется все в более сжатые сроки, поэтому ритмический ход и взаимосогласованность различных процессов их жизнедеятельности приобретают особую важность. В связи с этим представляют интерес не столько одноразовые определения количества пигментов и интенсивности фотосинтеза, сколько выявление вегетационных изменений этих показателей.

Задача проведенного нами исследования заключалась в том, чтобы: 1) определить содержание хлорофиллов (а+б) и ПИФ в ходе вегетации у 25 видов высших растений высокоширотной тундры; 2) изучить зависимость сезонной динамики этих показателей от принадлежности растений к той или иной фенологической группе; 3) сопоставить временны́е изменения интенсивности фотосинтеза, количества хлорофилла в листьях, а также фенологического развития растений с динамикой внешних факторов.

Работа выполнена по инициативе и под руководством О. В. Заленского. В сборе материалов разностороннюю помощь оказали А. Л. Шеварда, М. Н. Телепова, Н. М. Бибик.

Объекты, природные условия и методика

Исследование выполнено в 1978—1979 гг. в прибрежной части о. Врангеля (район бух. Роджерса, 71° с. ш., 178° з. д.), отнесенного к арктическим тундрам (Петровский, 1967). Бо́льшая часть короткого (до 80 дн) вегетационного периода совпадает с полярным днем, который устанавливается с 13 мая и заканчивается 2 августа.

Флора острова весьма разнообразна и насчитывает 312 видов высших растений, но в окр. бух. Роджерса она представлена 189 таксонами (Китсинг и др., 1973), причем половина из них — виды редкие или встреченные однажды. Среди 25 исследованных объектов кустарнички *Salix glauca* и *Dryas punctata*, а также осока блестящая *Carex lugens* являются доминантами в ряде сообществ района. Остальные виды — травянистые многолетники, весьма обычны в фитоценозах прибрежной части острова (табл. 1, 2).

Определения фотосинтеза и количества в листьях хлорофилла у растений, а также микроклиматические и фенологические наблюдения велись на следующих постоянных участках: 1) щебнистая пятнистая разнотравно-кустарничковая (с *Salix phlebophylla*, *Dryas punctata*) мохово-лишайниковая тундра; 2) щебнисто-глинистая разнотравно-кустарничково-осоковая (с *Carex lugens*) тундра; 3) влажная глинисто-щебнистая разнотравно-пушицево-злаковая тундра в предгорной части пологой морской террасы; 4) нивальная ожиково-разнотравная группировка на щебнистой осыпи юго-западного склона (покрыта снегом до середины июля), здесь велись только фенологические наблюдения; 5) разнотравно-злаковая разреженная растительность склонов распадка.

Подробная характеристика светового режима, данные о фотосинтетической активной радиации (ФАР) нами приводились ранее (Герасименко, Китсинг, 1974).

Для большинства районов Арктики и особенно для ее восточного сектора отмечается высокая прозрачность атмосферы, обусловленная как низким абсолютным содержанием водяного пара, так и низкими величинами фактора мутности (Черниговский, Маршунова, 1965). За счет этих факторов, а также благодаря полярному дню количество поступающей суммарной радиации на о. Врангеля, так же как в других районах Арктики, летом весьма значительно. Наибольшие ее суммы регистрируются в июне — 15.8, несколько ниже в июле — 13.2 ккал/см^2 в месяц.[1] В августе в связи с окончанием полярного дня и снижением высоты солнца приход суммарной радиации по сравнению с июнем уменьшается в два раза. В отдельные ясные дни в полдень значения суммарной радиации на о. Врангеля достигают 1.3 кал/см^2·мин. Но обычно при облаках и тумане, а также в ночные часы ее приток не превышает 0.2—0.6 кал/см^2·мин. Следовательно, обитающие здесь растения испытывают влияние контрастных радиационных условий и должны обладать хорошей приспособленностью к условиям освещения: с одной стороны, обеспечить загрузку реакционных центров фотосинтетического аппарата при слабом свете, с другой — обладать защитой от высокой инсоляции.

---

[1] Здесь использованы результаты актинометрических наблюдений полярной станции о. Врангеля.

Контрасты радиационных условий сопровождаются в местах произрастания растений и значительными перепадами температуры. Безморозный период на о. Врангеля отсутствует, а среднесуточные температуры все лето остаются крайне низкими (рис. 1). Столь суровый режим не исключает, однако, нагревания листьев в безветренные ясные дни до 20—25°, а сравнительно высокие дневные температуры могут ночью сменяться на околонулевые значения (рис. 2, 3). Для оценки термических условий в нише жизни низкорослых арктических растений велась непрерывная регистрация температуры воздуха на уровне 7—10 см от поверхности земли, а также на разных глубинах почвы. Оказалось, что наиболее характерными (48 % времени) для вегетации являются температуры воздуха от 0 до +5° (рис. 3). Сопоставление этих результатов и данных о температуре листьев с характеристиками температурных кривых

ТАБЛИЦА 1

Продолжительность цветения некоторых растений о. Врангеля (бух. Роджерса) в 1978 г.

Растения	Период цветения	Массовое цветение	Участок [1]
Ранневесенние:			
Oxygraphis glacialis (Fisch.) Bunge	9.06—28.06	11.06—16.06	2
Salix glauca L.	15.06—7.07	1.07—5.07	2
Поздневесенние:			
Salix reptans Rupr.	22.06—10.07	1.06—7.07	2
Carex lugens Holm.	25.06—12.07	2.07—5.07	2
	28.06—19.07	3.07—9.07	1
Salix phlebophylla Anderss.	25.06—10.07	26.06—29.06	1
Nardosmia frigida (L.) Hook.	28.06—10.07	27.06—30.06	2
Раннелетние:			
Dryas punctata Yuz.	7.07—31.07	10.07—16.07	1
Lagotis minor (Willd.) Standl.	6.07—19.07	10.07—14.07	2
Claytonia arctica Adams	6.07—31.07	13.07—19.07	1
	1.07—28.07	10.07—15.07	2
	17.06—25.07	5.07—13.07	3
	1.08—28.07	15.08—25.08	4
Oxyria digyna (L.) Hill.	4.07—22.07	13.07—15.07	2
Rhodiola borealis Boriss.	2.07—23.07	10.07—12.07	1, 2
Polemonium boreale Adams	28.06—22.07	7.07—16.07	5
Среднелетние:			
Astragalus umbellatus Bunge	13.07—8.08	17.07—28.07	2
Papaver radicatum Rottb.	10.07—31.07	13.07—15.07	5
Alopecurus alpinus Smith	9.07—23.07	16.07—19.07	2
Saxifraga hirculus L.	10.7—15.08	18.07—28.07	2
Artemisia furcata M. B. Bieb.	13.07—30.07	16.07—23.07	2
A. borealis Pall. s. l.	16.07—31.07	19.07—22.07	3
Pedicularis sudetica Willd.	13.07—5.08	16.07—22.07	2
Позднелетние:			
Saussurea tilesii (Ledeb.) Ledeb.	3.08—21.08	6.08—12.08	2
Раннеосенний			
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal [2]	22.08—29.08	24.08—29.08	2

---

[1] Пояснения в тексте.

[2] Наблюдения велись до 29.08.

ТАБЛИЦА 2

Содержание хлорофилла (а+б) в листьях растений о. Врангеля в разные фенофазы

Растения, (участок)	Год	Вегетация			Бутонизация			Цветение			Отцветание—плодоношение			Плодоношение		
		сыр.	сух.	дм²	сыр.	сух.	дм²	сыр.	сух.	дм²	сыр.	сух.	дм²	сыр.	сух.	дм²
Primula tschuktschorum Kjellm., (2)	1978	—	—	—	0.98	3.8	5.7	0.91	3.4	4.3	1.07	4.3	5.3	0.69	2.9	2.8
	1979	—	—	—	1.00	6.7	4.9	1.07	5.0	3.0	1.12	7.2	4.6	—	—	—
Nardosmia frigida, (2)	1978	1.03	5.4	3.4	1.31	7.3	4.0	1.35	5.4	3.6	1.38	7.3	4.6	1.07	4.1	4.3
	1979	—	—	—	—	—	—	1.36	5.6	3.4	1.22	5.0	4.2	0.86	3.8	2.6
Lagotis minor, (2)	1978	0.97	4.5	4.0	1.24	6.9	5.0	1.40	6.7	5.4	1.34	7.0	6.4	1.31	6.6	6.6
	1979	—	—	—	—	—	—	1.37	7.5	6.9	1.16	5.9	5.2	0.98	5.8	4.7
Polemonium boreale, (5)	1978	1.37	7.6	6.1	1.47	8.7	6.1	1.65	7.9	5.9	1.83	6.9	5.0	—	—	—
	1979	—	—	—	—	—	—	1.67	8.6	5.8	1.42	7.5	5.2	1.21	6.9	4.4
Dryas punctata, (1)	1978	1.20	2.8	5.7	1.45	3.2	4.8	1.75	3.0	5.2	1.78	4.4	5.7	1.12	2.2	3.6
	1979	—	—	—	1.52	3.5	4.1	1.65	3.3	3.9	1.32	2.9	3.2	1.27	2.8	2.6
Papaver radicatum, (3)	1978	1.27	4.9	6.7	1.70	8.7	8.3	1.44	6.3	4.4	1.19	6.2	4.1	1.22	4.8	4.2
	1979	—	—	—	1.70	9.9	5.6	1.10	4.3	3.5	1.16	5.2	2.8	—	—	—
Saxifraga hirculus, (2)	1978	0.93	5.2	5.6	1.21	6.4	6.0	1.24	7.1	5.2	1.22	6.1	6.0	0.91 0.67	4.5 2.8	2.8 2.7
	1979	—	—	—	1.01	6.1	4.5	1.01	5.3	2.9	0.91	4.8	—	0.95 0.80	5.1 4.9	2.7 —

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Растения (участок)	Год	Вегетация			Бутонизация			Цветение			Отцветание—плодоношение			Плодоношение		
		сыр.	сух.	дм^2	сыр.	сух.	дм^2	сыр.	сух.	дм^2	сыр.	сух.	дм^2	сыр.	сух.	дм^2
Astragalus alpinus subsp. *arcticus* (Bunge) Hult., (2)	1979	—	—	—	—	—	—	1.68	8.4	3.3	1.82	8.3	3.8	1.50	7.6	3.5
Ranunculus sulphureus C. J. Phipps, (2)	1979	—	—	—	—	—	—	1.15	5.5	3.6	1.42	6.9	4.6	1.35	6.7	—
Valeriana capitata L., (2)	1979	0.88	6.2	3.3	—	—	—	1.22	8.2	4.1	1.18	8.5	3.8	1.16	8.3	—
Polygonum viviparum Pall., (2)	1979	—	—	—	—	—	—	1.50	6.8	4.5	1.33	7.0	3.2	—	—	—
Pedicularis sudetica, (2)	1978	0.90	4.7	—	1.17	5.8	—	1.26	6.3	9.4	1.19	5.7	—	0.76 0.73	4.5 3.3	4.6 3.9
	1979	—	—	—	1.22	7.5	4.4	1.26	7.0	4.7	0.69	4.2	2.1	—	—	—
Artemisia furcata, (2)	1979	—	—	—	—	—	—	1.10	5.2	4.1	1.07	4.7	3.1	0.75	4.2	2.7
Rhodiola borealis, (1)	1979	—	—	—	—	—	—	0.64	7.7	3.2	0.35	4.4	2.1	—	—	—
Saxifraga platysepala (Trautv.) Tolm., (2)	1979	—	—	—	—	—	—	0.45	2.5	1.7	0.17	2.0	—	—	—	—
Allium schoenoprasum, (2)	1978	1.01	5.5	2.6	1.19	5.1	2.2	—	—	—	0.59	3.5	2.2	0.45	2.5	2.1
	1979	—	—	—	—	—	—	0.86	5.4	—	0.74	6.7	1.6	0.62	3.4	1.9

Примечание. сыр. — содержание хлорофилла в мг на 1 г сырой массы, сух. — на 1 г сухой массы, дм^2 — на 1 дм^2 площади листа; выделены максимальные количества хлорофилла за вегетационный период; фенофазы для *Saxifraga hirculus*: вегетация—бутонизация, бутонизация—цветение, цветение, цветение—отцветание, плодоношение,

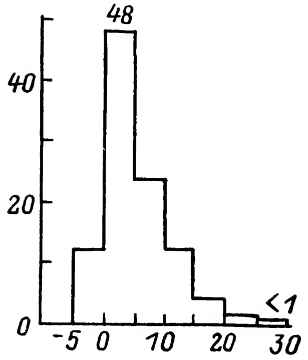
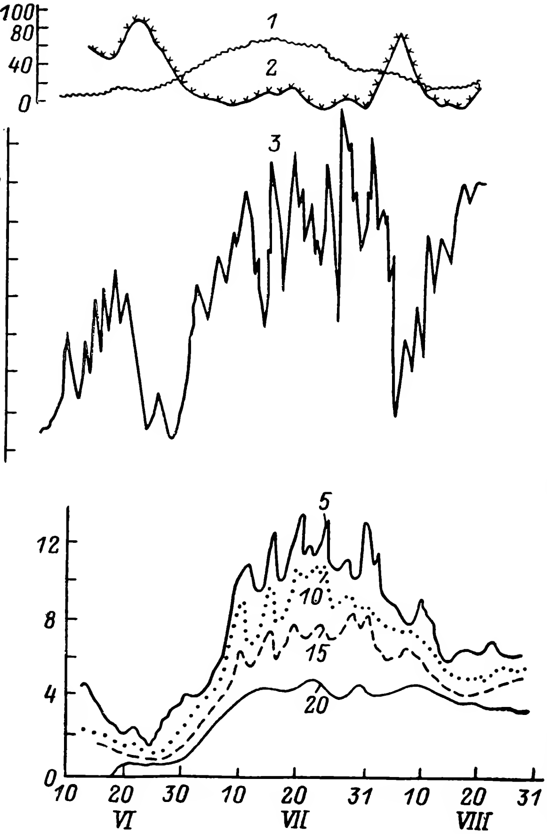


Рис. 2. Частота встречаемости различных значений температуры с 18.06 по 28.09.1978 г. в тундрах о. Врангеля.

По оси абсцисс — температура воздуха (°C) на высоте 10 см; по оси ординат — частота ее встречаемости (%). За 100 % принято число часов за период наблюдений.



←

Рис. 1. Температурные условия и количество цветущих видов в разнотравно-ивнячково-дриадовой тундре в течение вегетации 1978 г.

По осям абсцисс: *1* — цветущие виды (проценты от общего числа на участке); *2* — повторяемость заморозков (проценты по пятидневкам); *3* — среднесуточная температура воздуха (°C) на высоте 10 см от поверхности почвы; 5, 10, 15, 20 — среднесуточная температура почвы (°C) на глубинах 5, 10, 15, 20 см. По оси ординат — календарные даты.

потенциального и наблюдаемого фотосинтеза (Герасименко, Заленский, 1982) показало, что 70 % времени летом поглощение CO_2 происходит при температурах ниже оптимума.

Фенологические наблюдения на названных выше участках тундры вели по принятой для районов Крайнего Севера методике (Шамурин, 1966; Полозова, Деева, 1978). На постоянных участках площадью около 100 м² отмечались традиционные фенологические даты у всех особей доминирующих видов и отдельных маркированных растений редких и менее обильных видов. На участках учтено от 48 до 60 видов растений.

Для выделения хлорофиллов (а+б) брали листья с наиболее типичных экземпляров растений, находящихся в той фазе развития, которая в момент определения была характерна для большинства особей данного вида на выбранном участке тундры. В течение лета для каждого вида выполнено от 4 до 6 определений в сроки прохождения основных фенофаз. В одном определении использовали 3—5 параллельных проб листьев, каждая не менее 500 мг сырой массы. У *Dryas punctata* содержание зеленых пигментов измеряли в средней пробе всех листьев, имеющихся на побеге на момент определения, т. е. у листьев двух генераций.

Расчеты количества хлорофилла сделаны на единицы сырой, сухой массы и площади листа, соотношение которых оценивалось в каждом опыте. Сумму хлорофиллов (а+б) измеряли в общей ацетоноспиртовой вытяжке пигментов на фотоколориметре (Бажанова и др., 1964) непосредственно на о. Врангеля.

В дни отбора проб на хлорофилл проводили дневные или суточные измерения ПИФ радиометрическим методом (Вознесенский и др., 1965). Из всех измерений ПИФ находили наибольшую за сутки ее величину (рис. 3).

В каждую фенофазу интенсивность фотосинтеза измеряли, так же как и ранее (Герасименко, Заленский, 1973), при возможно более благоприятной, малооблачной погоде, когда можно ожидать наибольшего проявления фотосинтетической способности у листьев растения на данном этапе онтогенеза в естественных условиях. ПИФ для упрощения приводится только на 1 г сухой массы в час, поскольку при других способах расчета характер вегетационной динамики сохраняется.

Отклонения от средних величин содержания хлорофилла и интенсивности фотосинтеза указаны на графиках и составляют, так же как и для данных, приведенных в табл. 2, от 5 до 10 %.

Результаты исследования

Выбранные многолетние цветковые растения (табл. 1, 2) являются по периодичности смены листового аппарата летне-зелеными, лишь *Dryas punctata* относится к зимне-зеленым. Вегетационная динамика содержания хлорофилла и ПИФ рассматривается у представителей следующих фенологических групп растений: ранне- и поздневесенних, ранне- и среднелетних, а также у позднелетнего *Saussurea tilesii*. Разделение растений на названные группы выполнено в соответствии с характеристикой фенологических сезонов и подсезонов в районе бух. Роджерса (Герасименко, Заславская, 1982). Результаты наблюдений в 1978 г. представлены в виде кривых цветения фитоценозов (рис. 4) и феноспектров (рис. 5—9). На рис. 4 указаны календарные границы фитофенологических сезонов и подсезонов для 1978 г., а в табл. 1 — сроки прохождения генеративной

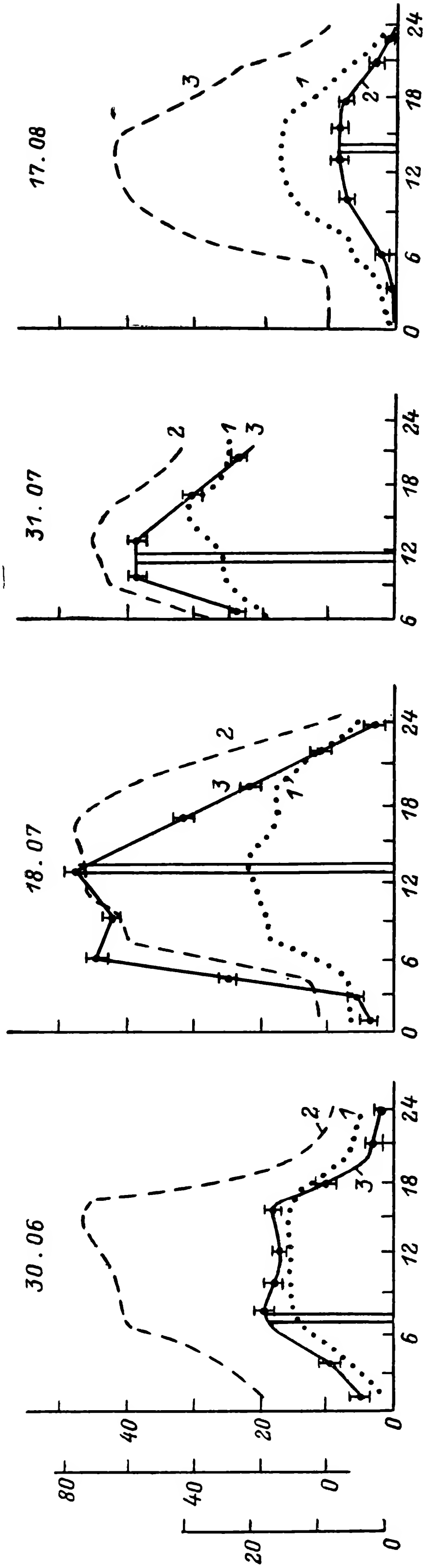


Рис. 3. Изменения ПИФ у *Dryas punctata* в течение суток в разные сроки вегетации.

По осям абсцисс: *левая*, *1* — температура листа в камере (°С); *средняя*, *2* — освещенность (клк); *правая*, *3* — ПИФ (мг CO_2/г сух. массы·ч); по оси ординат — часы суток. 30.06. — бутонизация; 18.07 — цветение; 31.07 — плодоношение; 17.08 — диссеминация, осеннее раскрашивание. Столбиками выделены суточные максимумы ПИФ.

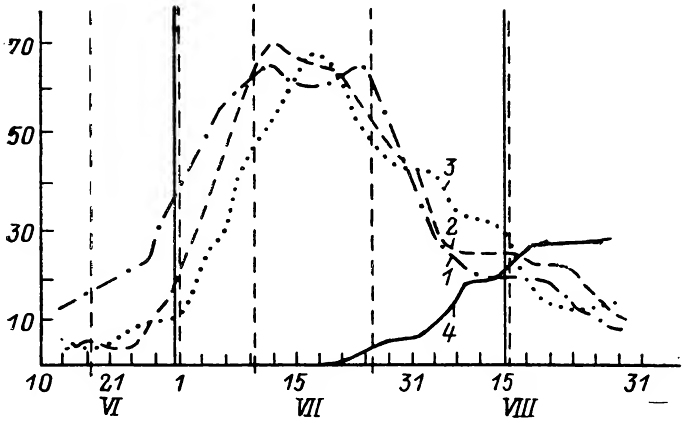


Рис. 4. Динамика цветения различных тундровых сообществ в 1978 г.

По оси абсцисс — цветущие виды (проценты от общего числа); по оси ординат — календарные даты. *1*—*4* — участки тундры, пояснения в тексте. Вертикальные прерывистые линии — границы фитофенологических подсезонов, сплошные — сезонов.

фазы развития некоторыми видами растений района и их принадлежность к той или иной феногруппе.

На рис. 5 сопоставлены кривые содержания хлорофилла и суточные максимумы ПИФ с феноспектрами растений ранневесенних — *Salix glauca*, *Oxygraphis glacialis* — и поздневесеннего — *Carex lugens*.

У *S. glauca*, цветущей одновременно с развертыванием листьев, уже на 6-й день после схода снега отмечены высокие величины ПИФ, составляющие более 60 % от сезонного максимума, найденного во 2-й декаде июля в фазу плодоношения. Максимальное количество хлорофилла наблюдалось в конце июля—начале августа в эту же фазу развития. Нетрудно заметить, что динамика накопления зеленых пигментов оказалась однотипной при всех способах расчета (рис. 5, *I*, *1*—*3*).

У *O. glacialis*, являющегося одним из первоцветущих растений, изменения в содержании хлорофилла выражены слабее, но максимум его количества в листьях при всех способах расчета выявлен также в фазу плодоношения.

У *C. lugens*, представляющего поздневесенние растения, наибольшая концентрация зеленых пигментов обнаружена во 2-ю декаду июля (во время отцветания—плодоношения), т. е. в один календарный срок с максимумом, найденным у *O. glacialis*. Листья *C. lugens* содержат наибольшее по сравнению со всеми другими исследованными растениями о. Врангеля количество хлорофилла в единице сырой массы (2.9 мг/г). Достаточно высоким оно оказалось и в расчете его на сухую массу — 8.5 мг/г, а также на площадь листа — 7.6 мг/дм^2.

Таким образом, у всех весенних видов, а они являются растениями, у которых рост листьев продолжается после цветения (Полозова, Деева, 1980), наибольшие величины концентрации хлорофилла отмечены в фазу плодоношения. У *O. glacialis* и *C. lugens* — 2-я декада июля, у *S. glauca* несколько позднее. Для этих сроков характерны самые высокие среднесуточные температуры воздуха, минимальное число заморозков (рис. 1, *1*, *2*). Именно в это время цветет наибольшее количество слагающих фитоценозы видов растений (рис. 4), а корнеобитаемый слой почвы наиболее прогрет (рис. 1).

К концу первой декады августа (у *S. glauca* — к середине августа) у всех весеннецветущих растений уменьшается в листьях содержание пигментов. У *S. glauca* резко падает и интенсивность фотосинтеза. Важно отметить, что ПИФ в начале и конце вегетации различаются в 2 раза, хотя замеры были проведены при одинаковых условиях освещенности и температуры.

Группа летних растений наиболее представительная во флоре по числу относящихся к ней видов. Большинство наших объектов также летнецветущие травы. Летний сезон самый продолжительный по календарным срокам и де-

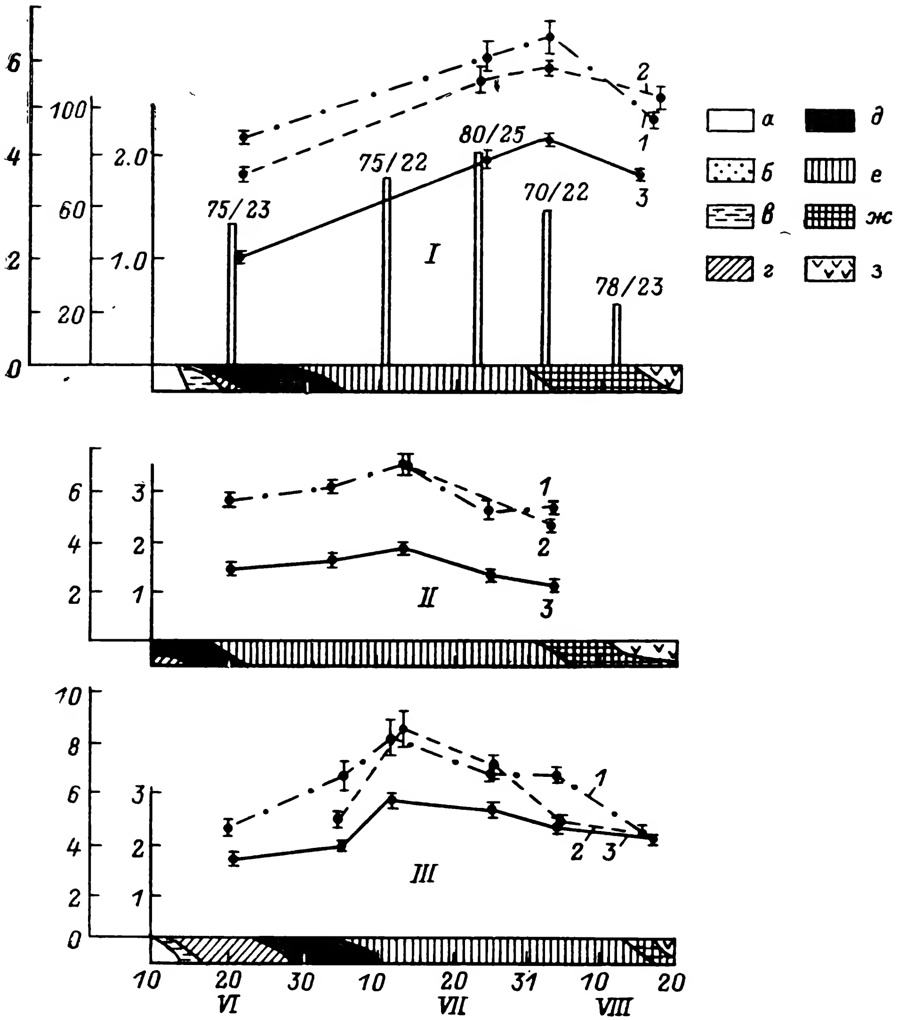


Рис. 5. Изменения в течение вегетации 1978 г. содержания хлорофилла (*1—3*) и суточных максимумов ПИФ (*столбики*) в связи с фенологическим развитием весенних растений *Salix glauca* (*I*), *Oxygraphis glacialis* (*II*), *Carex lugens* (*III*).

На осях абсцисс: *левая* — содержание хлорофилла (мг в 1 г сухой (*1*) массы и 1 дм^2 (*2*) площади листа); средняя — ПИФ (мг CO$_2$/(г сух. массы·ч)); *правая* — содержание хлорофилла (мг в 1 г сырой массы (*3*)). Числа над столбиками: в числителе — освещенность (клк); в знаменателе — температура листа в камере (°С). *а* — снег; *б* — период покоя, *в* — вегетация (и выход злаков в трубку); *г* — бутонизация (колошение у злаков); *д* — цветение; *е*, *ж* — плодоношение (*е* — незрелые плоды, *ж* — зрелые плоды); *з* — осеннее раскрашивание.

лится на 3 подсезона. Для раннелетнего (с 30.06 по 10.07) подсезона характерно зацветание большого числа травянистых многолетников во всех фитоценозах (рис. 4). Обычно резкий подъем кривых цветения приурочен к первому устойчивому возрастанию летних температур (рис. 1).

На рис. 6 приводятся данные о вегетационных изменениях количества хлорофилла и суточных максимумов ПИФ для раннелетних *Oxyria digyna* (*I*) и *Claytonia arctica* (*II*). Первые измерения были выполнены на 6—10-й день после схода снега, в период интенсивного роста листьев. У *O. digyna* в конце июня количество хлорофилла при всех способах расчета составило 65—70 % от его максимального содержания, которое обнаружено в фазу цветения, когда наибольшими оказались и величины фотосинтеза.

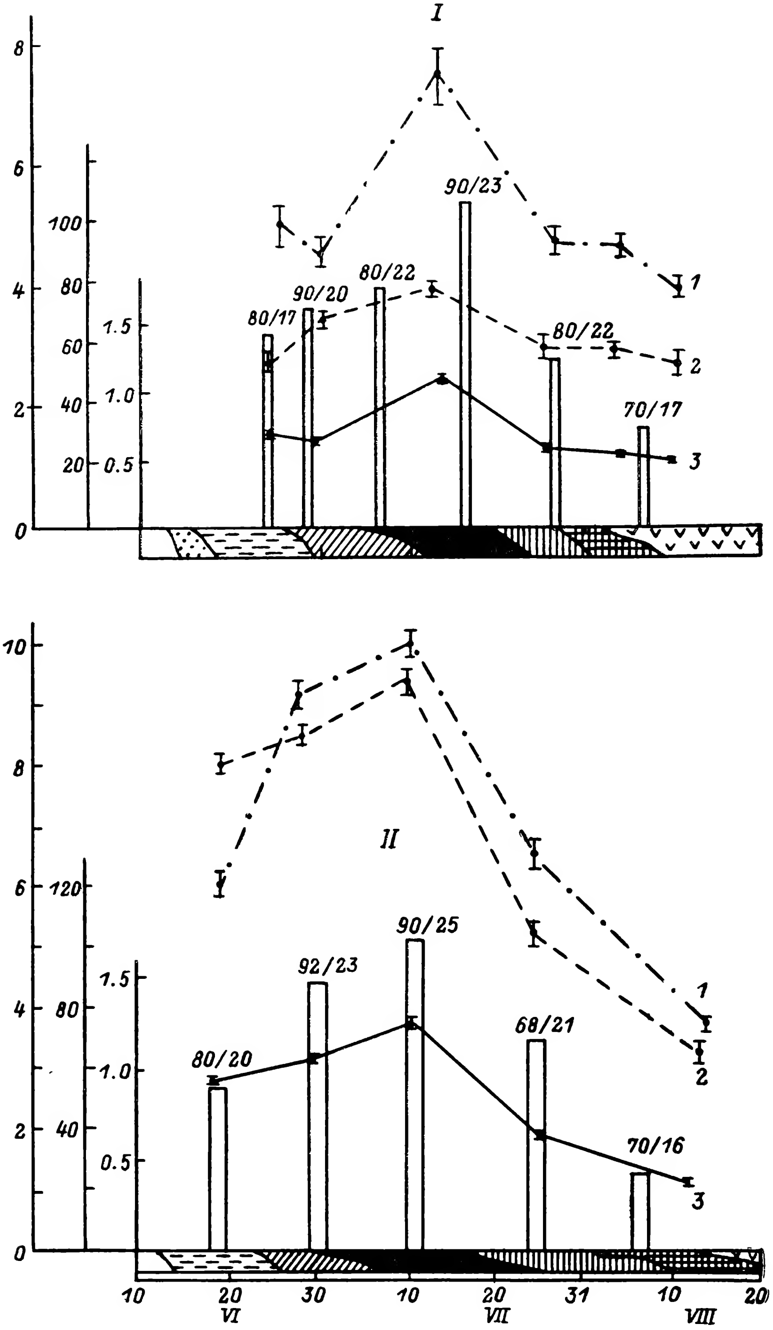


Рис. 6. Изменения в течение вегетации 1978 г. содержания хлорофилла (*1—3*) и суточных максимумов ПИФ (столбики) в связи с фенологическим развитием раннелетних растений *Oxyria digyna* (*I*), *Claytonia arctica* (*II*).

Обозначения, как на рис. 5.

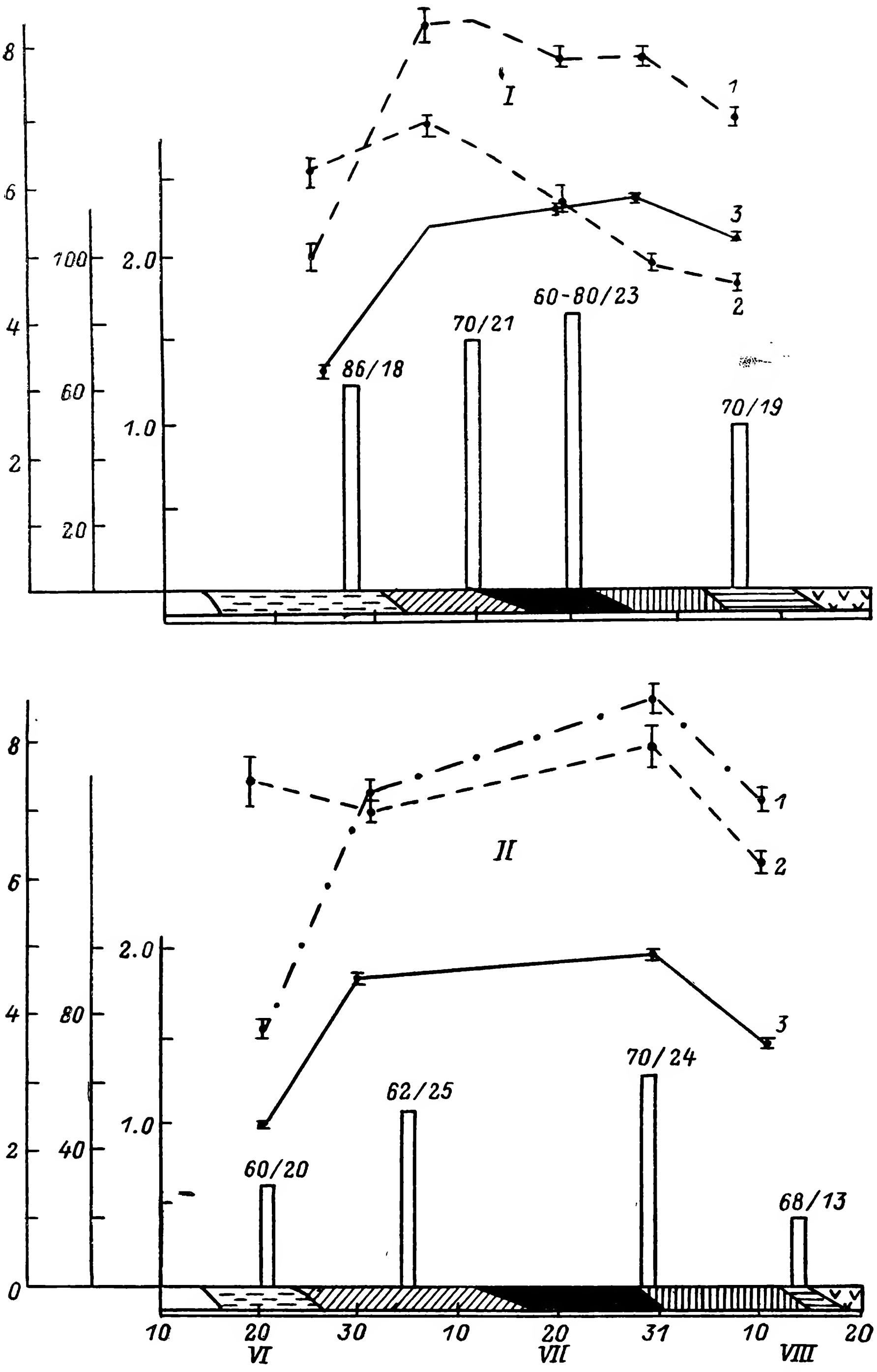
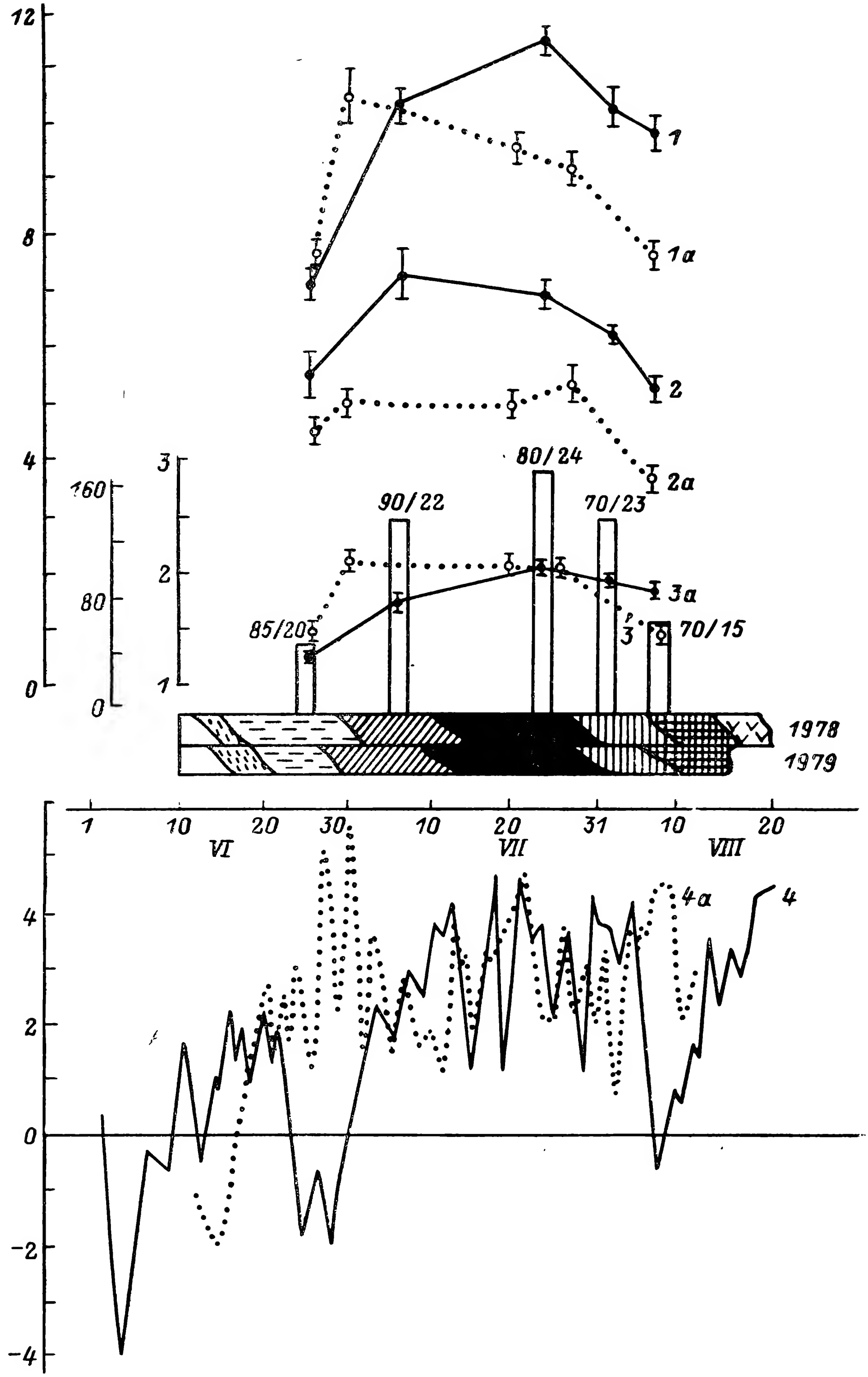


Рис. 7. Изменения в течение вегетации 1978 г. содержания хлорофилла (*1—3*) и суточных максимумов ПИФ (столбики) в связи с фенологическим развитием среднелетних растений *Alopecurus alpinus* (*I*), *Artemisia borealis* (*II*).

Обозначения, как на рис. 5.


12
8
4
0
160
80
0
3
2
1
1
1a
2
2a
3
3a
85/20
90/22
80/24
70/23
70/15
1978
1979
1
10
20
30
10
20
31
10
20
VI
VII
VIII
4
2
0
-2
-4
4a
4

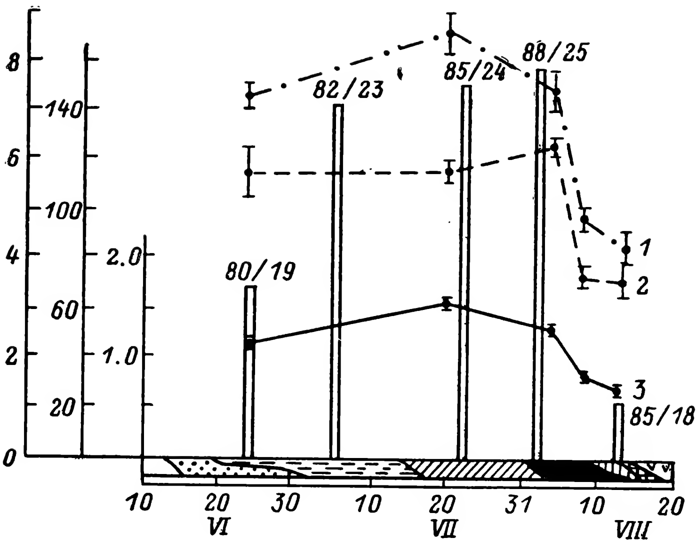


Рис. 9. Изменения в течение вегетации 1978 г. содержания хлорофилла (*1—3*) и суточных максимумов ПИФ (*столбики*) в связи с фенологическим развитием позднелетнего растения *Saussurea tilesii*.

Обозначения, как на рис. 5.

У *C. arctica* максимум рассматриваемых показателей также наблюдался в фазу цветения. В августе у этих раннелетних растений концентрация хлорофилла в листьях уменьшилась вдвое.

Листья *C. arctica*, так же как и листья *Rhodiola borealis*, *Saxifraga hirculus*, *S. bronchialis*, subsp. *setigera*, отличаются суккулентностью и низким содержанием сухого вещества. Оно не менялось в течение вегетации и составило у *C. arctica* в июне—начале июля 13—15, а в конце лета 13—12 %.

У всех раннелетних растений ход максимальных дневных величин ПИФ оказался сходным с вегетационной динамикой содержания хлорофилла. Величины фотосинтеза оказываются весьма высокими уже на первых стадиях развития растений, достигают наибольших значений в фазу цветения, разгар которого у этой группы .приурочен к наиболее благоприятной по сочетанию внешних условий 2-й декаде июля, и резко снижаются в начале августа.

Среднелетний подсезон выделяется не столько по цветению каких-то определенных видов, сколько по летнему пику температур. У среднелетних растений также прослеживается сходство в вегетационных динамиках содержания хлорофилла и ПИФ (рис. 7, 8). Высокое количество хлорофилла у *Alopecurus alpinus* в расчете на сырую массу, а у *Artemisia borealis* — и на другие показатели наблюдалось уже с первой декады июля (в фазу бутонизации) и сохранялось на неизменном уровне, вплоть до начала августа. В конце первой—начале второй декады августа содержание зеленых пигментов падает у обоих растений при всех способах расчета (рис. 7).

У остальных летнецветущих видов (*Dryas punctata*, *Lagotis minor*, *Pedicu-*

Рис. 8. Динамика содержания хлорофилла у среднелетнего растения *Astragalus umbellatus* в 1978 г. (*1—3*) и 1979 г. (*1а—3а*) в связи с фенологическим развитием и ходом среднесуточных температур на высоте 2 м (*4* и *4а*).

По осям абсцисс вверху: *левая* — содержание хлорофилла в мг на 1 г сухой (*1*, *1а*) массы и 1 дм^2 площади (*2*, *2а*) листа; *средняя* — ПИФ (мг CO_2/(г сух массы·ч)) (*столбики*) за 1978 г.; *правая* — содержание хлорофилла в мг на 1 г сырой массы (*3*, *3а*); по оси абсцисс внизу — температура воздуха (°С) среднесуточная за 1978 г. (*4*) и 1979 г. (*4а*). По оси ординат — календарные даты. Остальные обозначения, как на рис. 5.

laris sudetica и др.) сезонная динамика содержания хлорофилла обнаруживает черты сходства с таковой у ранее рассмотренных представителей двух предыдущих феногрупп (табл. 2). В первые фазы развития их листья также характеризуются высоким содержанием хлорофилла, а его максимум зарегистрирован в фазу цветения или отцветания — начало плодоношения. У *Saxifraga hirculus* наивысшее количество зеленых пигментов также приходится на фазу цветения и мало меняется в течение лета (табл. 2). Плато в количестве хлорофилла в листьях *S. hirculus* соответствует и длительному цветению этого растения в течение всего июля, вплоть до середины августа (табл. 1). Среди летнецветущих многолетников выделяется *Papaver radicatum*, у которого активное накопление хлорофилла завершается еще до цветения, в фазу бутонизации (начало 2-й декады июля), а потом медленно снижается к концу вегетации (табл. 2).

Цветение *Saussurea tilesii* (рис. 9) наступает поздно — в 1-й декаде августа, в разгар следующего фенологического подсезона, выделенного как позднелетний (с 24.07 по 10.08). Но и у *S. tilesii*, так же как и у представителей других феногрупп в 3-й декаде июня, еще в фазу вегетации обнаружено в листьях высокое количество хлорофилла, составляющее в зависимости от способа расчета 75—90 % от максимума. Фотосинтез в это время достигает лишь половины от наибольшей его интенсивности. Далее по мере развития растений уровень концентрации пигментов в листьях сохранялся почти неизменным до бутонизации с незначительным подъемом (в расчете на сырой и сухой вес). ПИФ резко увеличивается в начале июля, а потом также мало меняется до конца цветения. Во время первого заметного похолодания (1-я декада августа) начинает уменьшаться количество хлорофилла в листьях *S. tilesii* и резко падает суточный максимум ПИФ. Количество сухого вещества в листьях этого растения (в 1 г сырой массы) при первом определении составляло 16, а в последующих 17—18 %, т. е. практически не менялось.

Снижение ПИФ и концентрации хлорофилла, отмеченное как у *S. tilesii*, так и почти у всех представителей других феногрупп, выявлено во время осеннего сезона (с 10.08), когда усиление заморозков и возрастание их продолжительности вызывают массовое покраснение и пожелтение листьев. У красных и желтых листьев *Dryas punctata*, *Oxyria digyna*, *Claytonia arctica*, *Saxifraga hirculus*, *Rhodiola borealis* очень резко падают дневные максимумы ПИФ. У некоторых растений (*Alopecurus alpinus*) это происходит при незначительном уменьшении содержания пигментов в листьях и при освещенностях и температурах, явно не лимитирующих интенсивность фотосинтеза.

Итак, у всех исследованных растений независимо от их принадлежности к какой-то феногруппе происходит резкое увеличение концентрации хлорофилла от начала вегетации до середины лета, когда летние виды цветут, ранние уже плодоносят, а позднецветущие еще бутонизируют. В начале августа у большинства видов количество зеленых пигментов в листьях снижается. Такой характер динамики был найден в 1978 г. и подтвердился в следующий вегетационный сезон. Однако обнаружились и различия. Наиболее ярко они выявились у *Papaver radicatum*, *Saxifraga hirculus*, *Dryas punctata*, *Astragalus umbellatus*. На примере последнего (рис. 8) мы рассмотрим разногодичную динамику содержания зеленых пигментов.

Существенно различались экологической обстановкой в начале вегетации 1978 и 1979 гг. Высокий подъем среднесуточных температур воздуха в конце июня в 1979 г. контрастировал с сильными заморозками в эти сроки в 1978 г., что задержало фенологическое развитие растений. Максимум содержания хлорофилла в расчете на единицу сырой и сухой массы был найден в 1979 г. в более ранние календарные даты. Наибольшие концентрации хлорофилла за 2 года при обоих указанных способах расчета совпали. Но при расчете на 1 дм^2 площади листа у *Astragalus umbellatus*, так же как и у некоторых других видов (табл. 2), в 1978 г. в течение всей вегетации содержание хлорофилла было выше, чем в 1979 г. Оказалось, что в 1979 г. листья были крупнее, чем в 1978 г., когда холодная весна, видимо, ограничивала их рост, и они имели бо́льшую толщину. В 1979 г. сухой вес единицы площади *Astragalus umbellatus*, например, был меньше (0.46±0.04 мг/дм^2), чем в 1978 г. (0.75±0.05 мг/дм^2).

Таким образом, разногодичная динамика изменений содержания хлорофилла у ряда видов связана с разным темпом накопления сухого вещества и изменений размеров листовой пластинки, которые зависят от температурных условий года. Для двух видов растений о. Врангеля было показано (Кислюк, Васьковский, 1981), что искусственно создаваемый разный температурный режим выращивания может значительно влиять на содержание сухой массы в единице площади листа и на концентрацию хлорофилла в листьях.

Обсуждение результатов

Исследование содержания хлорофилла в сезоне у видов, характерных для арктических тундр о. Врангеля, позволило выявить основную закономерность его изменений во время полярного лета. Она состоит в стремительном увеличении содержания зеленых пигментов уже в первые дни развития растений, достижении максимального количества в середине лета и постепенном его уменьшении к концу вегетации. Полученная динамика содержания хлорофилла у растений о. Врангеля сходна с таковой для растений других регионов (Гюббенет, 1951; Попова, 1958; Šestak, 1977).

В годы, различающиеся по температуре вегетационного периода, наблюдается ускорение или замедление процесса накопления хлорофилла в листьях, равно как убыстряется или задерживается фенологическое развитие растений. Максимум хлорофилла может накапливаться в листьях в более ранние календарные сроки при благоприятных температурных условиях начала вегетации.

Многолетники тундры уже вскоре после схода снега, мобилизуя пластические вещества предыдущего года, быстро формируют листовой аппарат, накапливают хлорофилл, обнаруживая уже на первых фазах развития высокие скорости усвоения CO_2 и высокую его суточную продуктивность. За счет использования ночных часов при ясной погоде июньские величины суточной продуктивности как потенциального, так и наблюдаемого фотосинтеза у арктических растений оказываются иногда близкими к июльским (Герасименко, Заленский, 1973, 1982; Tieszen, 1978), хотя среднесуточные температуры в июне еще нередко отрицательные. Дневные максимумы ПИФ в начале вегетации у растений о. Врангеля достигали от 30 до 65 % июльских значений, а концентрация хлорофилла в листьях в это время составляла от 40 до 75 % от его наивысшей в сезоне величины.

Можно считать, что быстрый рост листьев, стремительное накопление в них хлорофилла и высокие скорости фотосинтеза, регистрируемые немедленно после схода снега, — характерные черты ритмики развития арктических растений. В этом отношении они обнаруживают сходство с эфемерами и эфемероидами (Горышина, 1969).

Наибольшие величины концентрации зеленых пигментов и сезонный максимум потенциального фотосинтеза у 17 из 25 изученных растений о. Врангеля совпадают с фазой цветения. У наиболее представительной по числу видов группы летнецветущих растений цветение приурочено к середине июля. Максимум содержания хлорофилла и интенсивности фотосинтеза у представителей других феногрупп найден в это же время независимо от того, в какой стадии генеративного развития они находятся: раннецветущие уже плодоносят, а поздцветущие еще бутонизируют.

В разгар полярного лета (обычно 2-я, 3-я декады июля) на о. Врангеля регистрируется и наибольший процент цветущих видов во всех фитоценозах, кроме участков, где долго залеживается снег. В наиболее благоприятный отрезок лета были получены сезонные максимумы ПИФ и у разных по ритмике групп таймырских растений (Герасименко и др., 1980). В это время у них отмечался и наибольший линейный прирост как вегетативных, так и генеративных побегов (до 6—10 мм в сутки).

По наблюдениям ряда исследователей (Полозова, Деева, 1978; Виталь, 1980), к середине лета у тундровых растений, независимо от прохождения ими генеративной фазы развития, рост листьев, как правило, уже завершается. Помимо прямых морфометрических измерений, критерием, характеризующим интенсивность ростовых процессов, может служить величина дыхательной способности (Penning de Vries et al., 1979; Mc Cree, 1982). В 1978 г. одновременно с нашими исследованиями шло изучение вегетационного хода дыхательной способности у ряда растений о. Врангеля (Иванова и др., 1985). Значительный уровень этого показателя в ранние сроки вегетации у листьев большинства видов свидетельствует об их интенсивном росте в конце июня. Выход дыхательной способности на плато во 2-й, 3-й декадах июля указывает на прекращение ростовых процессов к этому сроку.

Таким образом, наибольшие величины содержания в листьях хлорофилла и интенсивности фотосинтеза выявлены у большинства растений о. Врангеля у листьев, уже завершивших или завершающих свой рост.

До середины лета у арктических растений идет увеличение наземной биомассы (Полозова, Шамурин, 1970; Shamurin et al., 1972), причем ее относительный прирост хорошо коррелирует с ходом дыхательной способности растений (Семихатова и др., 1979; Кайбеяйнен, Семихатова, 1987). В условиях таймырской тундры (Полозова, Шамурин, 1970) отмечено совпадение наибольшего прироста биомассы текущего года с периодом наиболее высоких температур вегетационного периода.

Таким образом, приведенные факты показывают, что кульминация многих процессов, имеющих место в фитоценозах тундровой зоны, приходится на период максимальных среднесуточных температур, когда снижаются частота и продолжительность заморозков, значительно оттаивает почва, улучшаются термические условия ее корнеобитаемого слоя.

Данные о вегетационной динамике ПИФ показывают, что бóльшую часть лета тундровые многолетники обнаруживают высокие относительно своего сезонного максимума скорости фотосинтеза при благоприятной погодной ситуации. Реализация фотосинтетического потенциала, если за него принимать наибольшую для вида величину ПИФ (ПИФ максимальная, в смысле О. В. Заленского, 1977), оказывается весьма высокой.

Высокая «готовность» фотосинтеза листьев позволяет предполагать наличие мощных аттрагирующих центров в растении (Мокроносов, 1983). У тундровых многолетников заложенные еще в прошлом году почки и сформированные части цветка интенсивно развиваются с первых дней вегетации. Растения образуют генеративные органы, которые представляют собой мощные аттрагирующие центры, требующие притока ассимилятов и интенсивной работы фотосинтетического аппарата. Если внешние условия лимитируют фотосинтез, то запасы прошлого года могут частично компенсировать дефицит пластических веществ. Чем лучше условия начала вегетации, тем скорее проходит генеративную стадию растение и тем скорее приступает оно к «заготовке» запасов впрок. Возможно, на следующих этапах развития роль мощных аттрагирующих центров играют уже созревающие семена, корневища и интенсивно отрастающие с середины лета корневые системы. Арктические многолетники часть вегетации «работают» впрок, создавая запасы на следующий год. В конце вегетации, хотя и в это время вряд ли исчезает потребность в ассимилятах (дозревают семена, закладываются почки), фотосинтез резко снижается, видимо, из-за ухудшения внешних условий и старения листьев. Действительно, после окончания полярного дня, когда значительно уменьшается суточный приток радиации и снижаются температуры, падают дневные максимумы ПИФ (рис. 3), его суточная продолжительность и продуктивность. У некоторых растений одновременно (иногда в 2—3 раза) уменьшается в листьях количество зеленых пигментов, что, по-видимому, связано с преобладанием процессов деградации хлорофилланад его синтезом.

В целом у изученных растений о. Врангеля летний ход фотосинтеза сопряжен с вегетационной динамикой содержания в листьях хлорофилла: их максимумы в основном совпадают. В начале и конце вегетации растений количество хлорофилла в листьях оказывается в 2—3 раза, а ПИФ — в 2—5 и более раз ниже их наибольших величин. У представителей всех феногрупп максимум названных показателей найден был в генеративную фазу развития, которая включает бутонизацию, цветение и плодоношение. Однако календарные сроки прохождения этих трех фаз у многих растений о. Врангеля уже охватывают бóльшую часть короткого полярного лета, в пределах которой значительно варьируют как интенсивность фотосинтеза, так и содержание в листьях хлорофилла (рис. 5—7, 9). Следовательно, для выяснения максимальных величин интенсивности фотосинтеза и количества пигментов как характеристик того или иного вида необходимо выполнять определения на всех основных этапах развития растений. Неправомерно связывать выявление наибольшего содержания хлорофилла и наивысшей интенсивности фотосинтеза с проведением измерений в какую-то одну фазу, например цветения, поскольку не у всех растений в Арктике завершение роста листьев совпадает с ее прохождением, да и продолжительность цветения у разных видов растений колеблется от нескольких дней до недель.

Прослеженная нами согласованность сезонных ходов накопления в листьях зеленых пигментов, интенсивности фотосинтеза и фенологического развития растений с динамикой внешних факторов обнаруживает максимальное использование растениями наиболее благоприятного по экологической обстановке отрезка полярного лета и позволяет говорить об органической связи этих сторон жизнедеятельности у растений, обитающих в Арктике, и об адаптированности их ритмики к периодически меняющимся факторам среды.

ЛИТЕРАТУРА

Бажанова Н. В., Маслова Т. Г., Попова И. А. и др. Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследования. М.; Л.: Наука, 1964. 120 с. — *Виталь А. Д.* О связи линейных приростов побегов и листьев арктических растений с ходом температуры и ритмом фенологического развития. — В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры. Л.: Наука, 1980, с. 97—105. — *Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А.* Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л.: Наука, 1965. 305 с. — *Герасименко Т. В.* Зависимость фотосинтеза от температуры у растений тундр о. Врангеля. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 4, с. 493—504. — *Герасименко Т. В., Деева Н. М., Гаген Т. К., Заленский О. В.* Потенциальный фотосинтез растений Западного Таймыра. — В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры. Л.: Наука, 1980, с. 145—165. — *Герасименко Т. В., Заленский О. В.* Суточная и сезонная динамика фотосинтеза у растений о. Врангеля. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 11, с. 1655—1666. — *Герасименко Т. В., Заленский О. В.* Особенности ассимиляционной деятельности растений в экосистемах тундровой зоны. — В кн.: Пространственная структура экосистем. Л.: ВГО, 1982, с. 128—143. — *Герасименко Т. В., Заславская Т. М.* Сезонное развитие растительных сообществ горных тундр о. Врангеля. — В кн.: Сезонная ритмика природы горных областей. Л.: ВГО, 1982, с. 45—47. — *Герасименко Т. В., Китсинг Л. И.* Зависимость фотосинтеза некоторых растений о. Врангеля от интенсивности освещения. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 3, с. 377—386. — *Горышина Т. К.* Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. Л.: Изд-во ЛГУ, 1969. 232 с. — *Гюббенет Е. Р.* Растение и хлорофилл. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 228 с. — *Закман Л. М.* Сезонные изменения содержания пигментов пластид в листьях некоторых местных и интродуцированных за полярным кругом растений. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 8, с. 1148—1158. — *Заленский О. В.* Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. 37-е Тимирязевское чтение. Л.: Наука, 1977. 57 с. — *Иванова Т. И., Васьковский М. Д., Владимиров В. К.* Сезонные изменения дыхания травянистых растений острова Врангеля. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 12, с. 1675—1682. — *Кайбеяйнен Э. Л., Семиха-*

това О. А. Отношение дыхания к гроссфотосинтезу и его изменению в течение вегетационного периода в различных условиях произрастания растений *Oxyria digyna.* — Бот. журн., 1987, т. 72, № 4, с. 489—496. — *Кислюк И. М., Васьковский М. Д.* Реакция растений арктической тундры на повышение температуры в экспериментальных условиях. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 12, с. 1710—1720. — *Китсинг Л. И., Королева Т. М., Петровский В. В.* Флора сосудистых растений окрестностей бухты Роджерса (о. Врангеля). — Бот. журн., 1973, т. 58, № 11, с. 1002—1012. — *Лукьянова Л. М., Локтева Т. Н., Булычева Т. М.* Газообмен и пигментная система растений Кольской Субарктики. Апатиты. 1986. 127 с. — *Мокроносов А. Т.* Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма. 42-е Тимирязевское чтение. М.: Наука, 1983. 63 с. — *Петровский В. В.* Очерк растительных сообществ центральной части о. Врангеля. — Бот. журн., 1967, т. 52, № 3, с. 332—343. — *Петровский В. В.* Список сосудистых растений о. Врангеля. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 1, с. 113—126. — *Полозова Т. Г., Деева Н. М.* Фенологические наблюдения в основных растительных сообществах таймырского биогеоценологического стационара. — В кн.: Структура и функции биогеоценозов таймырской тундры. Л.: Наука, 1978, с. 144—165. — *Полозова Т. Г., Шамурин В. Ф.* Сезонная динамика развития надземной массы тундровых фитоценозов Западного Таймыра. — В кн.: Продуктивность биогеоценозов Субарктики. Тез. докл. Всесоюз. совещ. Свердловск, 1970, с. 53—54. — *Попова И. А.* О пигментах листьев памирских растений. — Бот. журн., 1958, т. 43, № 11, с. 1550—1561. — *Семихатова О. А., Иванова Т. И., Головко Т. К.* Дыхание на поддержание структуры клеток у арктических растений. — Физиология растений, 1979, т. 26, № 5, с. 1093—1102. — *Черниговский Н. Т., Маршунова М. С.* Климат советской Арктики (радиационный режим). Л.: Гидрометеоиздат, 1965. 197 с. — *Шамурин В. Ф.* Особенности фенологических наблюдений в различных зонах Советского Союза (арктические пустыни и тундровая зона). — В кн.: Методы фенологических наблюдений при ботанических исследованиях. М.; Л.: Наука, 1966, с. 24—34. — *K. J. Mc Cree.* The role of respiration in crop production. — Iowa State J. Res. 1982, vol. 56, N 3, p. 291—306. — *Penning de Vries F. W. T., Wiltage J. M., Cremer D.* Rates of respiration and increase in structural dry matter in young wheat, ryegrass and maize plants in relation to temperature, water stress and their sugar content. — An. Bot., 1979, vol. 44, N 5, p. 595—609. — *Schamurin V. F., Polosova T. G., Khodachek E. A.* Plant biomass of main plant communities at the Tareya Station (Taymyr). — In: Proceed. IV Int. meeting on the biological productivity of tundra. Stokholm: IBP, 1972, p. 163—181. — *Šestak Z.* Photosynthetic characteristics during ontogenesis of leaves. 1. Chlorophylls. — Photosynthetica, 1977, vol. 11, N 4, p. 367—448. — *Tieszen L. L.* Comparisons of chlorophyll content and leaf structure in arctic and alpine grasses. — Amer. Midl. Naturalist, 1970, vol. 83, N 1, p. 238—253. — *Tieszen L. L.* Photosynthesis and respiration in arctic tundra grasses: field light and temperature responses. — Arct. Alp. Res., 1973, vol. 5, N 1, p. 239—251. — *Tieszen L. L.* Photosynthesis in the principal Barrow, Alaska species: a summary of field and laboratory responses. — In: Vegetation and production ecology of Alaskan arctic tundra. New York etc.: Springer, 1978, p. 241—268.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 VI 1987.

SUMMARY

The quantitative characteristics of chlorophyll (a+b) content and potential intensity of photosynthesis in different periods of growth of 25 higher plant species from arctic tundra of the Vrangel island are presented. Phenologic and microclimate observations were also made in same communities. The co-ordination in timing of pigment accumulation and seasonal course of photosynthesis was found. The highest green pigment content and the highest photosynthesis were recorded in representatives of all the phenological groups when combination of ecological conditions of the polar summer was at its optimum. The highest number of the plant species which are blooming is confined to this period in the majority of tundra communities.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26 (282.251.13)

Ю. В. Науменко

ВИДОВОЙ СОСТАВ ФИТОПЛАНКТОНА НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ТОБОЛ

Yu. V. NAUMENKO. SPECIES COMPOSITION OF PHYTOPLANKTON OF THE UNDER CURRENT OF THE TOBOL RIVER

На основании изучения водорослей нижнего течения р. Тобол найдено 196 видов, разновидностей и форм, относящихся к 7 отделам.

Тобол — один из крупных левых притоков Иртыша. Сведения о водорослях реки, расположенной в подзоне южной тайги (нижнее течение), до настоящего времени незначительны (Zykoff, 1908; Скабичевский, 1966).

Материалом для данной работы послужили сборы, проведенные нами в июле—августе 1980 г. и июле 1981 г. С мая по октябрь 1985 г. пробы собраны и любезно переданы автору для обработки Е. Г. Верещинским. В основном русле реки пробы фитопланктона отбирали с поверхностного слоя воды в трех точках реки (правый, левый берег и середина) на расстоянии 30 км от устья, фиксировали и обрабатывали по принятой нами методике (Кузьмин, 1975). Водоросли исследовали с помощью светового микроскопа Amplival Karl Zeiss Jena.

За указанный период в реке обнаружено 175 видов водорослей (196 видов, разновидностей и форм водорослей), относящихся к 7 отделам (см. таблицу).

В планктоне реки самые многочисленные водоросли — диатомовые. Класс *Centrophyceae* представлен 12 видами, относящимися к родам: *Cyclotella* Kütz., *Stephanodiscus* Ehr., *Melosira* Ag. и *Aulacosira* Thw. *Aulacosira italica* (Ehr.) Simonsen развивалась в планктоне Тобола в массовом количестве в мае—июне и сентябре—октябре. В июле и августе были многочисленны *A. granulata* (Ehr.) Simonsen var. *granulata* и var. *angustissima* (O. Müll.) Simonsen. В нижнем течении реки в сентябре в значительном количестве встречалась *A. distans* var. *alpigena* (Grun.) Simonsen. Другие виды этого рода попадались реже и были менее обильны. Постоянно с июня по октябрь, но в незначительном количестве отмечена *Melosira varians* Ag. и единичными створками — ископаемая *Melosira sulcata* (Ehr.) Cl. Из рода *Cyclotella* встречено 3 вида, *Stephanodiscus* — 2, в значительном количестве они вегетировали в мае и октябре. Наиболее часто отмечали *C. meneghiniana* Kütz. и *S. hantzschii* Grun., другие виды этих родов были крайне редкими. Один раз найдена *Attheya zachariasii* Brun. Подавляющее количество диатомей планктона реки принадлежит к классу *Pennatophyceae* — 58 видов, относящихся к 22 родам. Из пор. *Araphales* довольно постоянны во все сезоны года *Asterionella formosa* Hass, *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehr., *Fragilaria crotonensis* Kitt., *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz., *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag. Пор. *Raphales* представлен в основном бентосными диатомеями; преобладали виды родов *Navicula* Bory, *Pinnularia* Ehr., *Nitzschia* Hass. (по 6 видов), *Eunotia* Ehr. (5), *Surirella* Turp. (4) и др. *Navicula radiosa* Kütz., *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun., *Cymatopleura solea* (Bréb.) W. Sm., *Surirella* *ovata* Kütz. постоянно присутствовали почти во все сезоны года. Диатомовые водоросли других родов в фитопланктоне Тобола были менее разнообразны и не играли заметной роли.

Отдел *Chlorophyta* представлен 66 видами, 21 родом, 3 порядками и 3 классами. Из них наиболее многочисленны хлорококковые (18 родов, 57 видов), менее многочисленны коньюгаты и вольвоксовые. Среди хлорококковых наиболее многочисленны роды *Scenedesmus* Meyen (10 видов), *Ankistrodesmus* Corda (6), *Tetrastrum* Chod. (5), *Tetraedron* Kütz. (5), *Pediastrum* Meyen (4), *Lagerheimia* Chod. (4). Значительного развития в нижнем течении реки виды этих родов достигали в июле—сентябре.

В течение всего вегетационного периода значительной численностью отличались *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb., *S. acuminatus* (Lagerh.) Chod. var. *acuminatus* et var. *biseriatus* Reinh., *Tetrastrum glabrum* (Roll) Ahlstr. et Tiff., *T. staurogeniaeforme* (Schroed.) Lemm., *Pediastrum duplex* Meyen, *P. boryanum* (Turp.) Menegh. Из класса коньюгат с июля по сентябрь включительно отмечены только 7 видов рода *Closterium* Nitzsch. Вольвоксовые водоросли на исследуемом участке Тобола с июня по сентябрь были представлены *Pandorina morum* (Müll.) Bory и *Eudorina elegans* Ehr.

Эвгленовые водоросли Тобола представлены одним пор. *Euglenales*, 4 родами и 15 видами. Из этих родов на первом месте стоит *Trachelomonas* Ehr. с 10 видами, причем такие виды, как *T. volvocina* Ehr., *T. planctonica* Swir., по количеству значительно преобладали по сравнению с другими представителями данного отдела. Виды родов *Strombomonas* Defl. (2 вида), *Phacus* Duj. (2), *Euglena* Ehr. (1) встречались очень редко. Заметного развития эвгленовые достигали в сентябре при низком уровне воды, что ранее отмечено для Средней Оби (Науменко, 1985).

Синезеленых водорослей в реке найдено 10 видов из 7 родов, относящихся к классам *Chroococcophyceae* (5 родов, 8 видов) и *Hormogoniophyceae* (2 рода, 2 вида). Значительное развитие и активная вегетация их были отмечены в июле. Наиболее характерными из первого класса были *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk., *Gomphosphaeria lacustris* Chod. f. *lacustris* et f. *compacta* (Lemm.) Elenk., *Gloeocapsa turgida* (Kütz.) Hollerb., *G. limnetica* (Lemm.) Hollerb. и другие виды, из второго класса чаще других встречался *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, достигая значительной численности в июне—августе. Обнаружена также *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Bréb.

Отдел желтозеленых водорослей представлен классом *Xanthococcophyceae* с 3 родами: *Goniochloris* Geitl. (2 вида), *Gentritractus* Lemm. (1), *Ophiocytium* Näg. (4). Чаще других встречался *Ophiocytium parvulum* A. Br. По нашим наблюдениям, появление желтозеленых водорослей приурочено к июню—июлю.

Отдел *Chrysophyta* представлен 6 видами из 3 родов класса *Chrysomonadophyceae*. Наиболее разнообразен здесь род *Dinobryon* Ehr. (4 вида), виды которого значительной численности достигали в июне, особенно *D. divergens* Imh. и *D. bavaricum* Imh. Единичными экземплярами представлены роды *Kephyrion* Pasch. и *Pseudokephyrion* Pasch. emend. Schmid.

Из отдела динофитовых водорослей был отмечен 1 вид — *Ceratium hirundinella* (O. F. M.) Bergh.

Анализируя систематический состав фитопланктона Тобола, следует отметить, что его характерной особенностью является наличие большого числа бентосных видов в основном из отдела диатомовых водорослей.

Река вскрывается и освобождается ото льда в конце апреля—начале мая. В весенний период состав фитопланктона беден, в основном он представлен диатомеями. В мае начинается значительное развитие *Aulacosira italica*, *Asterionella formosa*, *Cyclotella meneghiniana*, *Stephanodiscus hantzschii.*

Переход от биологической весны к биологическому лету происходит в первой половине июня. Видовой состав фитопланктона обогащается за счет золотистых водорослей, единичных видов желтозеленых. Доминирующие виды в это время — *Aulacosira italica*, *Dinobryon divergens*, *Asterionella formosa.*

Число видов, разновидностей и форм водорослей в фитопланктоне р. Тобол

Отдел	Литературные данные *	Данные наших исследований 1980, 1981, 1985 гг.
Bacillariophyta	30	81
Chlorophyta	35	74
Euglenophyta	10	16
Cyanophyta	8	11
Xanthophyta	—	7
Chrysophyta	7	6
Dinophyta	4	1
Всего	94	196

* Zykoff (1908), Скабичевский (1966).

Качественный состав планктона в разгар лета (июль—август) довольно разнообразен, характерно наличие водорослей из всех отмеченных отделов при общем преобладании диатомей. Летний комплекс доминирующих видов состоит из диатомовых: *Aulacosira granulata* var. *granulata* и var. *angustissima* и зеленой водоросли *Scenedesmus quadricauda.* В течение всего лета им сопутствовали *Aulacosira italica*, *Asterionella formosa*, *Tetrastrum glabrum* и некоторые другие виды. За весь период наблюдений состав фитопланктона в количественном и качественном отношении был неодинаков. Наибольшим видовым разнообразием выделялся фитопланктон маловодного 1981 г., насчитывавший в июле 94 вида, а в многоводные 1980 и 1985 гг. соответственно 76 и 78 видов. Следует отметить, что по числу видов зеленые водоросли занимали первое место в июле—августе 1980 г. и сентябре 1985 г.

Сентябрь 1985 г. характеризовался наибольшим видовым разнообразием, по числу видов (45) первое место занимали зеленые водоросли, произошло некоторое уменьшение диатомовых, что было вызвано выпадением из фитопланктона ряда бентосных видов. Обильно в это время вегетировали *Aulacosira italica*, *A. granulata* и *Asterionella formosa*, сопутствовали им *Scenedesmus quadricauda*, *S. acuminatus*, *Aulacosira distans* var. *alpigena*, *Tetrastrum glabrum* и *Pediastrum simplex.* В октябре, последнем месяце осеннего периода, прослеживалось обеднение видового состава, преобладали диатомовые, из которых доминировали *Asterionella formosa*, *Aulacosira italica*, *A. granulata.*

Сравнивая наши данные со сведениями о составе фитопланктона других исследователей (Zykoff, 1908; Скабичевский, 1966), следует отметить значительно большее таксономическое разнообразие водорослей, отмеченное нами (см. таблицу). Среди найденных нами 196 видов, разновидностей и форм 168 таксонов обнаружены в Тоболе впервые.

ЛИТЕРАТУРА

Кузьмин Г. В. Фитопланктон. Видовой состав и обилие. — В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975, с. 73—87. — *Науменко Ю. В.* Структура фитопланктона Средней Оби. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 10, с. 1381—1385. — *Скабичевский А. П.* О фитопланктоне реки Тобола. — В кн.: Гигиена воды, водоснабжения, воздуха, планировки и очистки населенных мест. Омск: Зап.-Сиб. кн. изд-во, 1966, с. 48—50. — *Zykoff W. P.* Das Plancton des Flusses Irtisch und seiner Nebenflüsse Bukon und Tobol. — Zoologischer Anzeiger, 1908, Bd 33, S. 103—112.

Центральный
сибирский ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 14 IV 1986.

УДК 581.821 : 581.48 : 582.952.6

Т. И. Кравцова

ВОЗМОЖНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИЗМЕНЕНИЙ СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ В ПРОЦЕССЕ ЭВОЛЮЦИИ ЗАРАЗИХОВЫХ (НА ПРИМЕРЕ *OROBANCHACEAE* ФЛОРЫ СССР)

T. I. KRAVTSOVA. POSSIBLE TRENDS OF SEED COAT CHANGES IN THE PROCESS OF THE EVOLUTION OF THE *OROBANCHACEAE* (WITH SPECIAL REFERENCE TO THE MEMBERS OF THE FLORA OF THE USSR)

На основе проведенных ранее сравнительных морфолого-анатомических исследований семян заразиховых флоры СССР (Терёхин, Кравцова, 1986, 1987) делается попытка проследить возможные пути эволюционных преобразований семенной кожуры заразиховых, определить роль экологических факторов диссеминации в этих процессах. Рассматриваются 2 наиболее важных признака семенной кожуры — форма клеток эпидермы, определяющая характер поверхности семени (ячеистость), и скульптура их клеточных стенок. По данным литературы сделан обзор разнообразия этих признаков у паразитных норичниковых.

Систематическое положение сем. *Orobanchaceae* Vent. долгое время оставалось неясным, а его самостоятельность неоднократно подвергалась сомнению. Большинство систематиков рассматривали его как естественное семейство (Тахтаджян, 1966), так принято во «Флоре СССР» (Новопокровский, Цвелев, 1958), «Flora Europaea» (Chater et al., 1972), «Флоре европейской части СССР» (Цвелев, 1981). Однако существовало и другое представление — об отсутствии отчетливой границы между заразиховыми и голопаразитными норичниковыми и необходимости их объединения в единый таксон. Оно было подтверждено результатами детального морфологического исследования (Терёхин, Никитичева, 1981). Выводы этих авторов нашли отражение в недавно опубликованной «Системе магнолиофитов» А. Л. Тахтаджяна (1987), где заразиховые рассматриваются как подсемейство *Orobanchoideae* сем. *Scrophulariaceae* Juss. Неясными остаются филогенетические связи внутри подсемейства заразиховых и в пределах отдельных его родов. Э. С. Терёхин и З. И. Никитичева (1981) пришли к заключению об относительно независимой, параллельной эволюции большинства родов заразиховых и родстве их предковых форм с норичниковыми из триб *Rhinantheae* Benth. и *Gerardieae* Benth. Монограф семейства G. R. Beck-Mannagetta (1890) тем не менее связывает происхождение рода *Orobanche* L. с родом *Phelipanche* Pomel, рассматривая последний как секцию широко понимаемого им рода *Orobanche*. И. Г. Бейлин (1986) считает роды *Orobanche* и *Boschniakia* C. A. Mey. возможными предками сравнительно молодого рода *Cistanche* Hoffmgg. et Link.

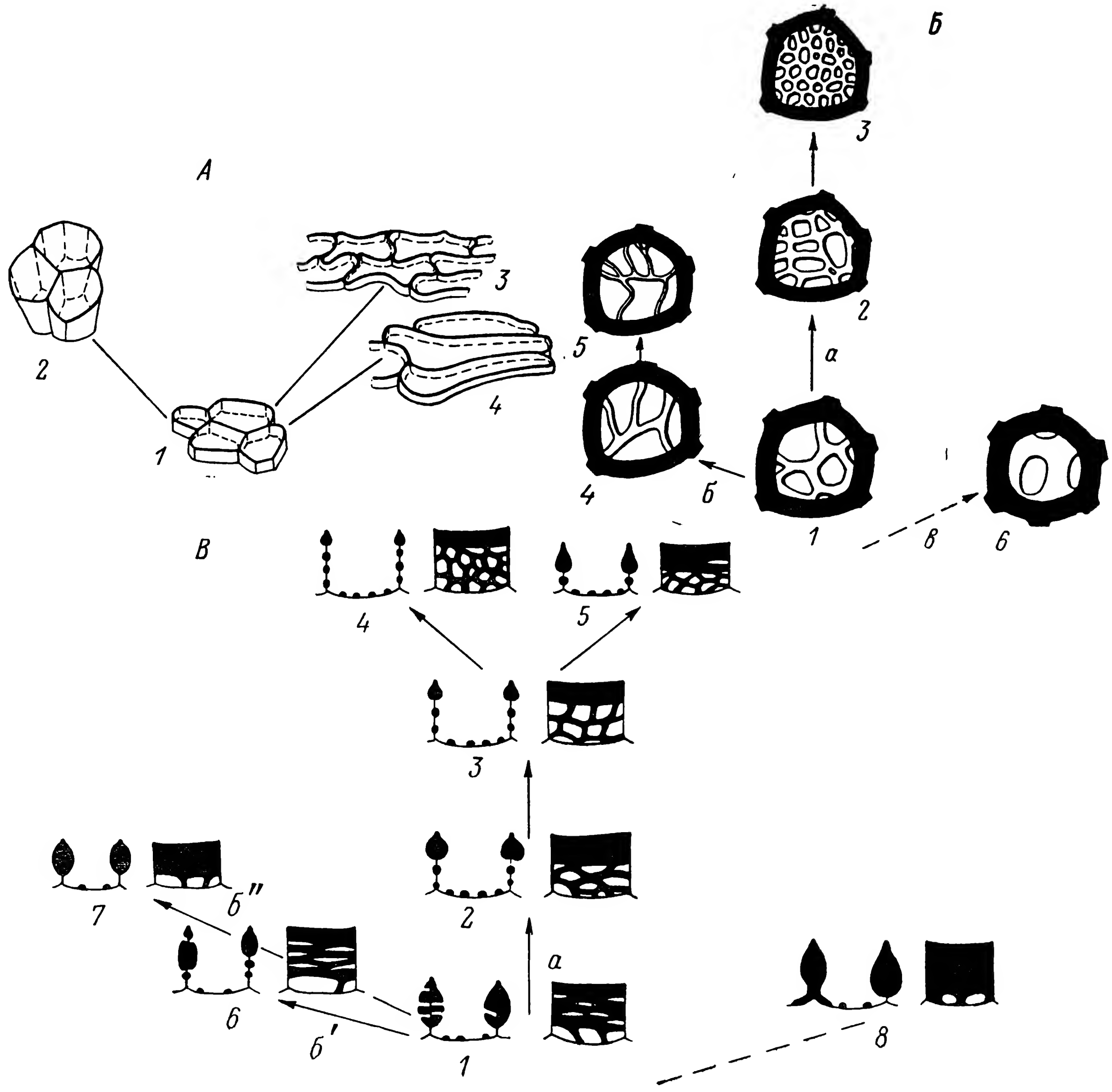
Анализ предполагаемых направлений эволюции органов высших растений и отдельных структур, в том числе структур семени, способствует решению многих филогенетических вопросов (Тахтаджян, 1964). Анатомическое строение семенной кожуры обычно отражает родственные связи между видами (Меликян, Аствацатрян, 1971). Такие исследования важны и для познания филогении заразиховых, тем более что достаточно подробное изучение эволюционных изменений структуры семенной кожуры в этом семействе не проводилось.

Изучение общего направления изменения семени заразиховых и паразитных норичниковых в процессе их адаптивной эволюции, проведенное в работах Терёхина (1977 и др.), Никитичевой (1979 и др.), Терёхина и Никитичевой (1981), показало, что основной тенденцией является редукция структур семени — зародыша, эндосперма и семенной кожуры, что обеспечивает более полную адаптацию к паразитному существованию. У высокоспециализированных голопаразитных видов норичниковых из трибы *Gerardieae*, таких как *Harveya obtusifolia* Vatke и *Striga gesnerioides* (Willd.) Vatke ex Endl., строение семени чрезвычайно сходно с таковым у заразиховых, что свидетельствует о параллельной эволюции вышеназванных таксонов. Семенная кожура у этих видов, как и у большинства заразиховых, состоит из двух слоев: наружной эпидермы интегумента (мы называем ее эпидермой семенной кожуры) с утолщенными и лигнифицированными внутренними тангентальными и радиальными стенками и подстилающего гомогенного эндотелиального слоя, производного внутренней эпидермы интегумента. Такое строение семенной кожуры заразиховых соответствует ее первому морфогенетическому типу (Терёхин, Кравцова, 1986). Второй морфогенетический тип представлен многослойной семенной кожурой *Conopholis americanum* (L.) Wallr. с сильным утолщением и лигнификацией клеточных оболочек как в наружной эпидерме интегумента, так и в паренхиме его средних слоев. Несмотря на сохраняющуюся многослойность, семенную кожуру *C. americanum*, вероятно, нельзя рассматривать как примитивный и исходный тип для заразиховых, поскольку очевидна обусловленность такой ее структуры зоохорным способом диссеминации.

Проведенное ранее (Терёхин, Кравцова, 1986, 1987) сравнительное морфолого-анатомическое исследование семенной кожуры и семени у большинства (81) видов из всех родов заразиховых флоры СССР (*Boschniakia*, *Cistanche*, *Diphelypaea* Nicolson, *Mannagettaea* H. Smith, *Orobanche*, *Phacellanthus* Sieb. et Zucc., *Phelipanche*) позволило обнаружить связь модификаций семенной кожуры с особенностями диссеминации и разработать классификацию наиболее важных признаков семени заразиховых. На основе детального изучения и выявленного разнообразия структуры семенной кожуры, а также анализа литературных данных попытаемся проследить возможные пути ее эволюционных преобразований.

По признаку высоты клеток эпидермы семенной кожуры нами было выделено 3 типа ячеистой поверхности семени заразиховых — неглубокоячеистая, ячеистая и глубокоячеистая, а также 3 варианта первого типа, различающиеся формой эпидермальных клеток. Ячеистый характер поверхности семени паразитных растений, как показал ряд авторов (Pennel, 1935; цит. по: Kuijt, 1969; Musselman, Mann, 1976), является адаптацией к диссеминации с помощью ветра и воды. Исследование семян заразиховых флоры СССР обнаружило, что ячеистая и правильно-неглубокоячеистая поверхность, образованная полигональными в очертании клетками-ячеями эпидермы (рис. 1, *A*, *1*), характерна для большинства исследованных родов (кроме рода *Cistanche* и некоторых рядов рода *Orobanche*).

Сравнение такой структуры поверхности семени с другими ее типами и вариантами позволяет предположить, что она является исходным, первичным типом, давшим начало структурам, более специализированным к определенному способу диссеминации. Их возникновение сопровождалось увеличением размеров клеток эпидермы семенной кожуры и уменьшением их числа. Решающую роль в этом процессе играло доминирование того или иного фактора диссеминации. У видов рода *Cistanche*, являющихся в основном обитателями пустынь Средней Азии, усиление радиального роста клеток эпидермы привело к возникновению глубокоячеистой поверхности семян (рис. 1, *A*, *2*), обладающих большой парусностью и приспособленных к распространению ветром. Наоборот, уплощение клеток эпидермы, сопровождающееся их удлинением и изменением формы от полигональной к неправильной, изогнутой, дало в результате извилисто-узкоячеистую (рис. 1, *A*, *3*) и удлиненно-ячеистую (рис. 1, *A*, *4*) поверхности семени у видов *Orobanche* из рядов *Amoenae* G. Beck, *Cernuae* Novopokr., *Minores* G. Beck. По аналогии с установленной гидрохорностью семян *Epifagus americana* Nutt. (Musselman, Mann, 1976), обладающих также длинными и узкими клетками эпидермы семенной кожуры, можно предположить, что 2 последних варианта поверхности являются адаптацией к гидрохорному распространению семян.


А
Б
а
б
в
В
а
б′
б″

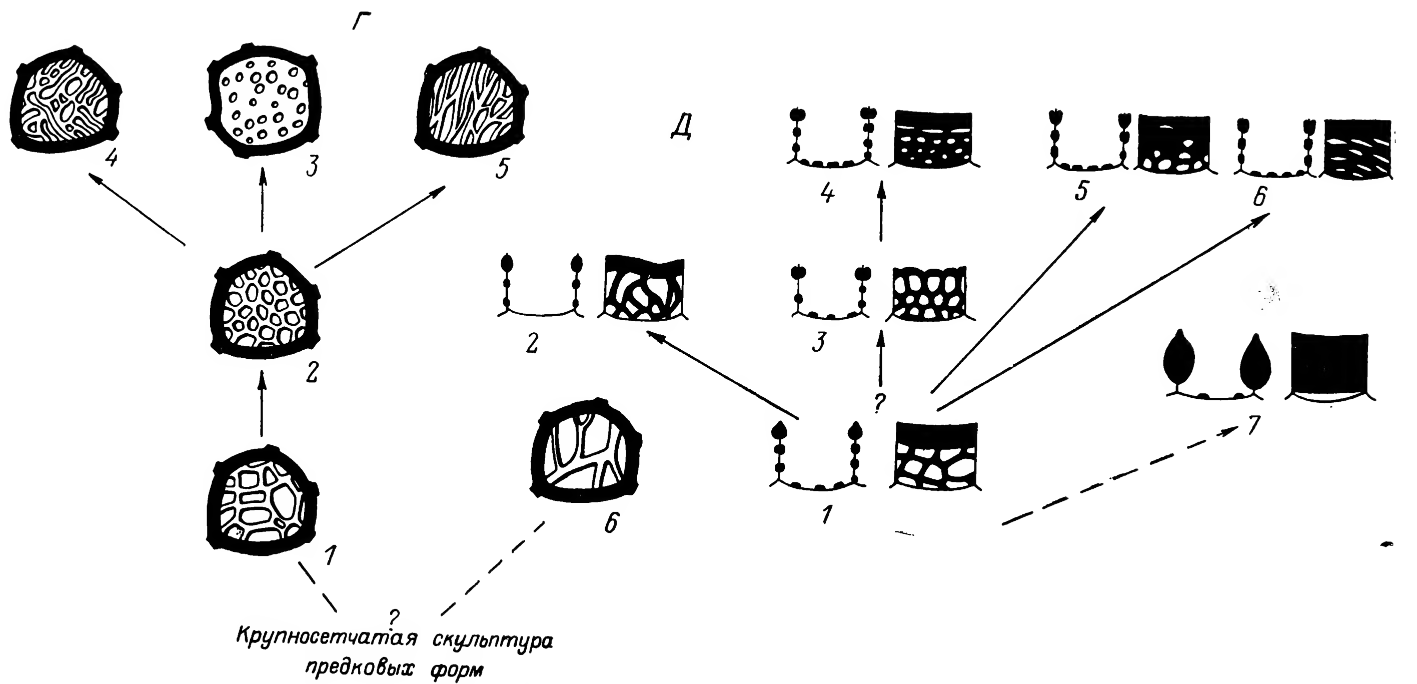


Рис. 1. Возможные направления эволюционных изменений структуры семенной кожуры заразиховых.

А — поверхность семени; *1* — ячеистая (*Phelipanche* и другие роды), *2* — глубокоячеистая (*Cistanche*), *3* — извилисто-узкоячеистая (*Orobanche cernua*), *4* — удлиненно-ячеистая (*O. minor*); *Б* — скульптура внутренней тангентальной стенки (ВТС) клеток эпидермы семенной кожуры у представителей родов *Phelipanche* и *Mannagettaea*; *1* — лентовидно-крупносетчатая (*P. caesia*), *2* — сетчатая (*P. aegyptiaca*), *3* — мелкосетчатая (*P. orientalis*), *4* — лентовидная (*P. pallens*), *5* — нитевидная (*P. purpurea*), *6* — лентовидно-крупноямчатая (*Mannagettaea hummelii*); *В* — структура радиальной стенки (РС) клеток эпидермы семенной кожуры у представителей родов *Phelipanche* и *Mannagettaea*; *1* — *Phelipanche caesia*, *2* — *P. cilicica*, *3* — *P. aegyptiaca*, *4* — *P. orientalis*, *5* — *P. ramosa*, *6* — *P. pallens*, *7* — *P. purpurea*, *8* — *Mannagettaea hummelii*; *Г* — скульптура ВТС клеток эпидермы семенной кожуры у представителей родов *Orobanche* и *Diphelypaea*; *1* — сетчатая (*Orobanche* cernua, *Diphelipaea coccinea*), *2* — мелкосетчатая (*O. hansii*), *3* — ямчатая (*O. crenata*, *D. tournefortii*), *4* — лабиринтовидная (*O. flava*), *5* — струйчато-сетчатая (*O. camptolepis*), *6* — лентовидная (*O. gamosepala*); *Д* — структура РС клеток эпидермы семенной кожуры у представителей родов *Orobanche* и *Diphelypaea*; *1* — гипотетическая исходная структура РС, *2* — *Orobanche flava*, *3* — *O. hansii*, *4* — *O. crenata*, *5* — *Diphelypaea coccinea*, *6* — *D. tournefortii*, *7* — *O. gamosepala*.

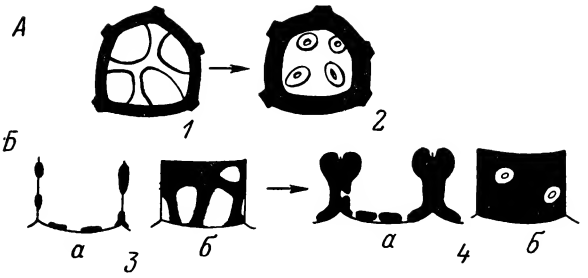


Рис. 2. Изменение скульптуры клеточных стенок эпидермы семенной кожуры *Phacellanthus tubiflorus* в процессе ее формирования.

А — внутренняя тангентальная стенка; *Б* — радиальная стенка (*а* —на поперечном срезе, *б* — вид в проекции); *1*, *3* — сетчатая скульптура; *2*, *4* — ямчатая скульптура с окаймлением.

Другой важный для систематики заразиховых и норичниковых признак семенной кожуры — скульптура клеточных стенок эпидермы и особенно внутренней тангентальной стенки (ВТС). Среди заразиховых только у единственного вида американского рода *Epifagus* ВТС клеток эпидермы не утолщена, для представителей других родов характерна та или иная форма ее вторичного утолщения. Согласно Терёхину и Кравцовой (1987), разнообразие скульптуры этой клеточной стенки у заразиховых флоры СССР представлено 10 типами и несколькими вариантами, которые характеризуются определенной величиной и формой пор, особенностями их расположения, соотношением площади утолщенных и неутолщенных участков. Во всех исследованных родах имеется сетчатая скульптура ВТС, она наиболее характерна для рода *Phelipanche*. В пределах этого рода наблюдается изменение структуры семенной кожуры в сторону уменьшения мощности вторичных утолщений клеточных оболочек как в эпидерме, так и в эндотелиальном слое. Вероятно, это явилось основной тенденцией развития семенной кожуры в роде *Phelipanche*. Образовавшаяся таким образом облегченная ее конструкция более соответствует анемохорно-гидрохорному характеру диссеминации. При этом менялась также скульптура внутренних тангентальных и радиальных клеточных стенок эпидермы семенной кожуры (рис. 1, *Б*, *В*). Исходной скульптурой ВТС, вероятно, была лентовидно-крупносетчатая скульптура с широкими тяжами утолщений (рис. 1, *Б*, *1*), характерная для *Phelipanche caesia* (Reichenb.) Sojak и близких видов. Основное направление преобразования скульптуры (направление *а*, рис. 1, *Б*, *2—3*) связано с уменьшением ширины тяжей утолщений и размеров пор. Оно привело к возникновению среднесетчатой (рис. 1, *Б*, *2*) и мелкосетчатой (рис. 1, *Б*, *3*) скульптур, характерных для большинства изученных видов рода. Мелкосетчатая скульптура клеточных стенок эпидермы семенной кожуры имеется также у *Boschniakia rossica* Cham. et Schlecht. Наряду с этой скульптурой у многих видов рода *Phelipanche* возникли такие ее варианты, как струйчато-сетчатая, изогнуто-сетчатая, неравно- и дваждысетчатая.

Другое направление (*б*, рис. 1, *Б*, *4—5*) изменения скульптуры ВТС сопровождалось редукцией сети утолщений и возникновением лентовидной скульптуры (рис. 1, *Б*, *4*), характерной для *P. pallens* (Bunge) Sojak. Дальнейшая редукция, затронувшая ширину самих тяжей утолщений, привела к возникновению нитевидной скульптуры ВТС у *P. purpurea* (Jacq.) Sojak (рис. 1, *Б*, *5*).

От скульптуры, близкой к исходной лентовидно-крупносетчатой, можно представить (направление *в*, рис. 1, *Б*) возникновение такого специализированного типа скульптуры, как лентовидно-крупноямчатая у *Mannagettaea hummelii* H. Smith (рис. 1, *Б*, *6*). При этом, вероятно, происходило значительное увеличение как размеров пор, так и ширины утолщенных участков, форма пор менялась от округло-многоугольной до овальной. Сходство строения радиальных стенок (РС) клеток эпидермы семенной кожуры у группы видов *Phelipanche* и *Mannagettaea hummelii* (рис. 1, *В*) подтверждает вероятность этого направления.

В изменении структуры РС клеток эпидермы семенной кожуры представи-

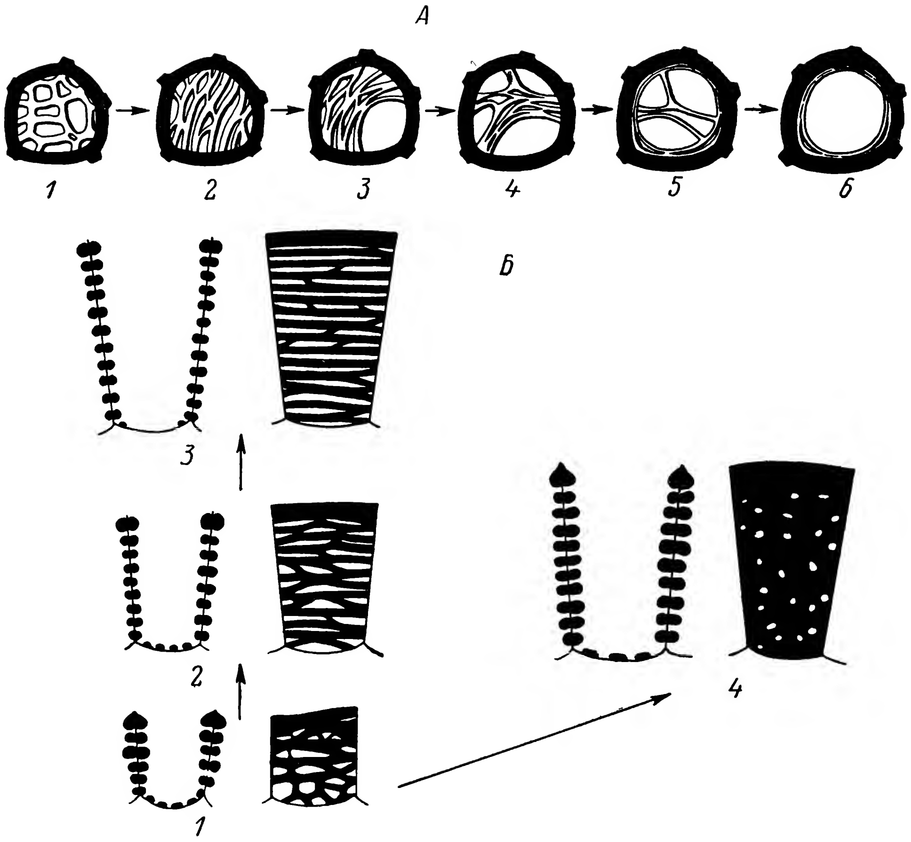


Рис. 3. Возможные направления эволюционных изменений структуры эпидермы семенной кожуры у представителей рода *Cistanche*.

А — скульптура ВТС клеток эпидермы; *1* — сетчатая (*C. salsa*), *2* — струйчато-сетчатая (*C. ambigua*), *3* — струйчато-сетчатая с крупными краевыми порами (*C. ambigua*), *4* — лентовидно-струйчатая (*C. ridgewayana*), *5* — лентовидно-кольцевидная с элементами лентовидной скульптуры (*C. mongolica*), *6* — лентовидно-кольцевидная (*C. flava*); *Б* — структура РС клеток эпидермы; *1* — *C. salsa*, *2* — *C. ambigua*, *3* — *C. flava*, *4* — *C. fissa*.

телей рода *Phelipanche* можно проследить соответствующие направления (рис. 1, *В*)

Направление *а* — от значительно утолщенных РС с крупносетчатой скульптурой в основании и лестничными порами в верхней части (*P. caesia* и близкие виды, рис. 1, *В*, *1*) к менее утолщенным стенкам у большинства изученных видов с сетчатой (рис. 1, *В*, *2*, *3*) и мелкосетчатой (рис. 1, *В*, *4*, *5*) скульптурами, причем три последние варианта можно наблюдать в пределах одного вида (например, *P. orientalis* (G. Beck) Sojak и *P. ramosa* (L.) Pomel). Значительно утолщенный край стенки (рис. 1, *В*, *2*) сохранился только у одного вида — *P. cilicica* (G. Beck) Sojak.

Направление *б* — появление лентовидной и нитевидной скульптур ВТС у *P. pallens* и *P. purpurea* сопровождалось следующими двумя изменениями структуры РС клеток эпидермы: *б′* — увеличение высоты стенок, уменьшение мощности их вторичных утолщений, укрупнение пор (*P. pallens*, рис. 1, *В*, *6*); *б′′* — уменьшение высоты стенок и мощности их вторичных утолщений, упрощение скульптуры (*P. purpurea*, рис. 1, *В*, *7*).

Кроме того, можно представить возникновение от радиальных стенок, близких к исходному типу, еще более утолщенных сплошных линзовидных и копьевидных РС *Mannagettaea hummelii* (рис. 1, *В*, *8*), что соответствует эпизоохорному характеру диссеминации этого вида.

Тенденция к дальнейшему уменьшению величины пор и увеличению ширины утолщенных участков клеточных стенок эпидермы семенной кожуры прослеживается у представителей родов *Diphelypaea* и *Orobanche* (рис. 1, *Г* и *Д*). Одновременно с величиной пор менялась также их форма — от округло-полигональной до округлой, эллиптической, яйцевидной и др. Так, вероятно, возникла ямчатая скульптура ВТС (рис. 1, *Г*, *3*) и РС (рис. 1, *Д*, *4—6*) клеток эпидермы. В разнообразных вариантах она характерна для ВТС и РС большинства изученных видов рода *Orobanche* и *Diphelypaea tournefortii* (Desf.) Nicolson и для РС *D. coccinea* (Bieb.) Nicolson. Подтверждением возможности такого пути преобразования семенной кожуры заразиховых служат данные, полученные в результате исследования ее развития (Терёхин, Кравцова, 1986). Было выяснено, что у *Orobanche crenata* Forsk. формирование ямчатой скульптуры клеточных стенок эпидермы проходит через стадию сетчатой скульптуры.

Возникновение у ВТС клеток эпидермы семенной кожуры резких различий пор по величине и форме (от округлой до удлиненно-изогнутой) дало лабиринтовидную скульптуру ВТС (рис. 1, *Г*, *4*), характерную для некоторых видов рода *Orobanche* (*O. flava* Mart., *O. krylowii* G. Beck и др.) и обоих изученных видов рода *Diphelypaea* (в большей степени для *D. coccinea*). Появление на ВТС более или менее упорядоченно расположенных тяжей утолщений и удлиненных пор привело к образованию у некоторых видов рода *Orobanche* из секции *Inflatae* (G. Beck) Tzvel. струйчато-сетчатой скульптуры ВТС (рис. 1, *Г*, *5*), наиболее характерной для *O. camptolepis* Boiss. et Reut.

В качестве исходной для различных вариантов РС, встречающихся у видов родов *Orobanche* и *Diphelypaea* (рис. 1, *Д*), можно представить РС с сетчатой скульптурой (рис. 1, *Д*, *1*) наподобие тех, которые характерны для видов рода *Phelipanche*. Одновременно с преобразованием сетчатой их скульптуры в ямчатую форма края, вероятно, менялась от копьевидной до округлой, в апикальной части выемчатой.

Объяснить возникновение у *Orobanche gamosepala* Reut. резко отличных от других видов рода *Orobanche* лентовидной скульптуры ВТС (рис. 1, *Г*, *6*) и линзовидных и копьевидных РС (рис. 1, *Д*, *7*) можно, по-видимому, лишь предположив, что у неизвестных предковых форм рода эпидерма семенной кожуры была с крупносетчатой скульптурой клеточных стенок и напоминала таковую у определенной группы видов рода *Phelipanche* (*P. caesia* и близкие виды).

По аналогии с возникновением ямчатой скульптуры клеточных стенок (ВТС и РС) эпидермы семенной кожуры у видов рода *Orobanche* можно предположить появление у *Phacellanthus tubiflorus* Sieb. et Zucc. оригинальной ямчатой скульптуры с окаймлением от крупноямчатой или непосредственно от крупносетчатой скульптуры неизвестных предковых форм. Результаты исследования развития семенной кожуры у *P. tubiflorus* (Терёхин, 1973; Терёхин, Кравцова, 1986) подтверждают возможность такого предположения. Выяснено, что утолщения клеточных стенок (ВТС и РС) возникают у этого вида как сетчатые образования и лишь на конечных стадиях формирования семенной кожуры преобразуются в ямчатую скульптуру с окаймлением (рис. 2). Такое эволюционное изменение характера вторичных утолщений клеточных стенок сопровождалось, по-видимому, усилением их мощности, поэтому семенная кожура *P. tubiflorus* со значительно утолщенными клеточными стенками эпидермы вполне соответствует эпизоохорному типу этих семян.

Еще одно направление в эволюции структуры эпидермы семенной кожуры прослеживается в пределах рода *Cistanche* (рис. 3, *А*, *Б*). Наблюдающееся у его видов постепенное усиление глубокоячеистости поверхности семени обеспечивалось увеличением высоты РС клеток эпидермы семенной кожуры, одновременно происходило общее укрупнение эпидермальных клеток и уменьшение их числа. Эти процессы привели к увеличению парусности семян. Они сопровождались изменением скульптуры ВТС данных клеток (Кравцова, 1988) от сетчатой (рис. 3, *А*, *1*), характерной для *C. salsa* (C. A. Mey.) G. Beck и *C. fissa* (C. A. Mey.) G. Beck к струйчато-сетчатой и струйчато-сетчатой с крупными краевыми порами (рис. 3, *А*, *2*, *3*) у *C. ambigua* (Bunge) G. Beck, затем к лентовидно-струйчатой (рис. 3, *А*, *4*), наиболее выраженной у *C. ridgewayana* Aitch. et Hemsl., далее к лентовидно-кольцевидной с элементами лентовидной скульптуры (рис. 3, *А*, *5*) у *C. mongolica* G. Beck и, наконец, к лентовидно-кольцевидной скульптуре (рис. 3, *А*, *6*) у *C. flava* (C. A. Mey.) Korsh. Для последних типов скульптуры ВТС (рис. 3, *А*, *5*, *6*) характерно почти полное отсутствие вторичных утолщений, что способствует уменьшению общего веса семени и имеет большое значение для анемохорных семян.

Одновременно с постепенным увеличением высоты РС у видов рода *Cistanche* скульптура этих стенок менялась от мелкосетчатой (рис. 3, *Б*, *1*), характерной для *C. salsa*, к лестнично-сетчатой (рис. 3, *Б*, *2*) у *C. ambigua*, *C. ridgewayana* и других видов, затем к лестничной (рис. 3, *Б*, *3*) у *C. flava* и *C. mongolica*. При этом тяжи утолщений становились тоньше, а щелевидные поры удлинялись, что привело к образованию более легкой и вместе с тем более прочной конструкции радиальных стенок. Встречающиеся у семян *C. fissa* и *C. salsa* значительно утолщенные РС с ямчатой скульптурой (рис. 3, *Б*, *4*), вероятно, также являются производными первого варианта РС с мелкосетчатой скульптурой.

Из рис. 3, *А*, *Б* можно видеть, что структура первичной, исходной для представителей рода *Cistanche* семенной кожуры напоминала таковую у представителей рода *Phelipanche*. Последовательность видов *Cistanche*, соответствующая описанному ряду структурных изменений семенной кожуры, подтверждает мнение Бейлина (1986), основанное на сравнении ареалов и экологии видов *Cistanche*, о том, что *C. flava* является наиболее молодым видом рода, а *C. salsa* — одним из самых древних. Об этом же свидетельствуют эволюционные изменения еще некоторых признаков семени, которые можно проследить у представителей данного рода. Так, форма семени изменилась от обратно-яйцевидной, повторяющей форму семязачатка и характерной для большинства изученных видов, до шаровидной у *C. flava* и близкого вида *C. mongolica*, более подходящей для распространения ветром. Произошла также редукция числа рядов (клеточных слоев) алейронового слоя эндосперма от двух до одного у *C. flava* и *C. mongolica*. Возвращаясь к работе Бейлина (1986), нужно отметить, что наблюдаемая нами в пределах рода *Cistanche* специализация в отношении анемохории сопровождалась, по-видимому, освоением его видами новых экологических ниш. Так, для всего рода характерно обитание на песчаных берегах морей, в засоленных пустынях и полупустынях, а наиболее молодой вид — *Cistanche flava* является, согласно Бейлину (1986), единственным видом рода, освоившим такое местообитание, как барханы — подвижные, сыпучие пески Средней Азии.

Изучение основных структур семени заразиховых показало относительно слабую изменчивость строения зародыша и эндосперма у видов родов *Cistanche*, *Orobanche*, *Phelipanche*. При довольно значительном структурном разнообразии эпидермы семенной кожуры этот факт позволяет прийти к выводу, что выявленные в данных родах возможные направления изменения семенной кожуры в то же время являются в основном направлениями эволюционных изменений семени в целом. Таким образом, определяющими факторами этих изменений надо признать факторы диссеминации. Адаптивное значение некоторых рассмотренных эволюционных преобразований семенной кожуры вполне ясно.

Обращаясь от рассмотрения изменений структур семени непосредственно к изученным таксонам, можно видеть, что полученные результаты позволяют сделать некоторые заключения относительно их родства. Из затронутых в настоящем исследовании родов заразиховых род *Phelipanche* сохранил, по нашему мнению, менее продвинутую в эволюционном смысле структуру семенной кожуры как в отношении общего строения клеток эпидермы, так и скульптуры их клеточных стенок. Сходство семенной кожуры свидетельствует о родстве рода *Phelipanche* не только с родом *Orobanche*, но также с родом *Cistanche*. Структура семенной кожуры у представителей рода *Cistanche* носит по сравнению с таковой у *Phelipanche* явно вторичный характер, возникший как приспособление к анемохории. Сходство на первых этапах этих преобразований со структурой семенной кожуры *Phelipanche* наводит на мысль о близком родстве этих таксонов. Однако характерная для рода *Cistanche* меньшая редукция зародыша противоречит этому предположению и свидетельствует в пользу самостоятельности обоих родов. Можно говорить, вероятно, лишь о существовании общего их предка. Эти данные подтверждают вывод Терёхина и Никитичевой (1981) о том, что эволюция паразитизма заразиховых совершалась в пределах каждого рода своим путем.

Род *Orobanche*, обладающий в некоторых рядах извилисто-узкоячеистой и удлиненно-ячеистой поверхностью семени и характеризующийся преимущественно ямчатой скульптурой клеточных стенок эпидермы семенной кожуры, также надо считать более продвинутым по этим признакам по сравнению с родом *Phelipanche*. Резкое отличие *Orobanche gamosepala* по скульптуре клеточных стенок эпидермы семенной кожуры от других видов рода позволяет предположить, что эволюция в этом роде шла от предковых форм, сходных с современными *Phelipanche*, в двух направлениях: 1) образование раздельнолистной чашечки и в основном ямчатой скульптуры ВТС и РС клеток эпидермы семенной кожуры (большинство видов *Orobanche*); 2) вторичное образование сростнолистной чашечки; в семенной кожуре — возникновение лентовидной скульптуры ВТС и линзовидных и копьевидных РС клеток эпидермы (*O. gamosepala*). Эти направления развития привели, вероятно, к возникновению в пределах рода *Orobanche* двух отдельных надвидовых таксонов (Терёхин, Кравцова, 1987).

Краткий обзор литературы по морфолого-анатомическому строению семян некоторых паразитных норичниковых (Kuijt, 1969; Chuang, Heckard, 1972; Musselman, Mann, 1976; Никитичева, 1979; Musselman, Parker, 1981; Терёхин, Никитичева, 1981, и др.) показывает, что сходная с заразиховыми структура семенной кожуры наблюдается не только у высокоспециализированных паразитных видов из трибы *Gerardieae*, таких как *Striga gesnerioides*, виды родов *Harveya* Hook., *Hyobanche* L., но и у представителей многих других родов — *Castilleya* Mutis, *Gerardia* L., *Melasma* Berg., *Orthocarpus* Nutt., *Seymeria* Pursh (Kuijt, 1969), *Cordilanthus* Nutt. (Chuang, Heckard, 1972). Некоторые из них находятся на более ранних ступенях паразитизма, являются зелеными растениями и имеют менее редуцированный зародыш. Отсутствие у паразитных норичниковых корреляции в строении зародыша, с одной стороны, и семенной кожуры, с другой, еще раз подтверждает, что эволюционные преобразования этих структур семени обусловлены разными комплексами экологических факторов (Терёхин, 1977; Никитичева, 1979; Терёхин, Кравцова, 1986). Семенная кожура с ячеистой поверхностью, характерная для высокоспециализированных паразитных норичниковых и заразиховых, сформировалась под влиянием двух факторов — совершенствования паразитизма и совершенствования способа диссеминации (Никитичева, 1979.).

Вероятно, как и у заразиховых, первичной для паразитных норичниковых была ячеистая поверхность семени с полигональными клетками эпидермы. Можно видеть возникновение от этой структуры иногда в пределах одного рода, например *Cordilanthus*, более специализированных ее вариантов: глубокоячеистой (*Seymeria pectinata* Pursh, некоторые виды *Aureolaria* Raf., *Cordilanthus maritimus* Nutt. ex Benth. и др.), извилисто-узкоячеистой и удлиненно-ячеистой (виды *Striga* и *Cordilanthus pilosus* A. Gray и др.). Образование в семенной кожуре крупных клеток-ячей эпидермы, по-видимому, сопровождалось возникновением орнаментаций (скульптуры) их клеточных стенок, которые могут быть различного происхождения — вторичными утолщениями клеточной оболочки или восковыми отложениями. Нужно отметить, что, несмотря на сложившееся у норичниковых значительное разнообразие характера ячеистой поверхности семени, скульптура клеточных стенок эпидермы представлена (по крайней мере у изученных таксонов) лишь немногими вариантами. Данные L. J. Musselman и W. F. Mann (1976), исследовавших этот признак семенной кожуры у представителей некоторых родов паразитных норичниковых, показывают, что наиболее часто встречаются оболочки (точнее ВТС и РС) с сетчатыми утолщениями и оболочки, лишенные утолщений. Редко наблюдаются утолщения в виде бугорков (*Buchnera americana* L., виды рода *Striga*), лестничные утолщения (*Lathraea clandestina* L., по Beck-Mannagetta, 1930). Можно предположить, что эти типы утолщений оболочки эволюционно возникли независимо один от другого; ямчатая скульптура клеточных стенок, имеющаяся, согласно J. Kuijt (1969), у *Buchnera floridana* Gondoger, *Striga multiflora* Benth., могла возникнуть, как и у заразиховых, вторично.

Наблюдающиеся, таким образом, у заразиховых и паразитных норичниковых сходное строение семенной кожуры и параллельность ее эволюционных преобразований свидетельствуют об одинаковых способах диссеминации, связанных с той или иной степенью паразитизма. Сами по себе эти данные не указывают на родство рассматриваемых таксонов и не определяют, к какому роду норичниковых заразиховые филогенетически ближе. У представителей неродственных семейств цветковых растений, имеющих очень мелкие семена (например, *Orchidaceae* Juss., *Burmanniaceae* Blume (Rubsamen, 1986), семенная кожура близка по строению к таковой заразиховых, что обусловлено также сходством процессов диссеминации. Сравнительно-эмбриологическое исследование (Терёхин, 1977) показало, однако, сходство у заразиховых и паразитных норичниковых и других структур семени (эндосперма и зародыша) и отличие их по этим признакам от орхидных и других семейств. Для установления родства таксонов важно, таким образом, изучение всех основных структур семени.

В отношении заразиховых и паразитных норичниковых справедливо, по нашему мнению, высказывание Н. И. Вавилова о том, что «наиболее полный параллелизм происходит именно в близких родах или в пределах семейств» (Вавилов, 1987, с. 92). Сходство в этих двух группах основных структур семени, а также рассмотренный в настоящей статье параллелизм возможных направлений эволюционных преобразований семенной кожуры указывают на параллельную эволюцию и близкое родство заразиховых и паразитных норичниковых из подсем. *Rhinanthoideae* Wettst.

ЛИТЕРАТУРА

Бейлин И. Г. Паразитизм и эпифитотиология. На примере паразитов из высших растений. М.: Наука, 1986. 352 с. — *Вавилов Н. И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л.: Наука, 1987. 260 с. — *Кравцова Т. И.* Строение семени и семенной кожуры представителей рода *Cistanche* (*Orobanchaceae*) флоры СССР. — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1988, вып. 150. — *Меликян А. П.*, *Аствацатрян Н. З.* Сравнительная анатомия спермодермы представителей рода *Paeonia* L. в связи с их филогенией. — Биол. журн. Армении, 1971, т. 24, № 2, с. 54—60. — *Никитичева З. И.* Развитие зародыша, эндосперма и семени у паразитных представителей семейства *Scrophulariaceae*.— В кн.: Актуальные вопросы эмбриологии покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1979, с. 130—157. — *Новопокровский И. В.*, *Цвелев Н. Н.* Семейство *Orobanchaceae*. — В кн.: Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958, т. 23, с. 19—115. — *Тахтаджян А. Л.* Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л.: Наука, 1964. 236 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 445 с. — *Терёхин Э. С.* Эмбриология *Orobanchaceae*. II. К эмбриологии и экологии *Phacellanthus tubiflorus* S. et. Z. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 12, с. 1775—1888. — *Терёхин Э. С.* Паразитные цветковые растения. Эволюция онтогенеза и образ жизни. Л.: Наука, 1977. 219 с. — *Терёхин Э. С.*, *Кравцова Т. И.* Развитие и строение семенной кожуры у представителей семейства *Orobanchaceae* флоры СССР. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 11, с. 1501—1512. — *Терёхин Э. С.*, *Кравцова Т. И.* О значении особенностей строения семени для систематики заразиховых (*Orobanchaceae*) флоры СССР. — Бот. журн., 1987, т. 72, № 1, с. 15—24. — *Терёхин Э. С.*, *Никитичева З. И.* Семейство *Orobanchaceae*. Онтогенез и филогенез. Л.: Наука, 1981. 228 с. — *Цвелев Н. Н.* Семейство *Orobanchaceae*. — В кн.: Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1981, т. 5, с. 317—336. — *Beck-Mannagetta G. R.* Monographie der Gattung *Orobanche*. — Bibl. Bot. Cassel, 1890, Bd 19, S. 1—275. — *Beck-Mannagetta G. R.* *Orobanchaceae*. — In: Engler A. Das Pflanzenreich. Leipzig: Engelmann, 1930, Bd 4, N 261, S. 1—348. — *Chater A. D.*, *Rix E. M.*, *Webb D. A.* *Orobanchaceae*. — In: Flora Europaea / Ed. T. G. Tutin. Cambridge: Cambr. Univ. Press, 1972, vol. 3, p. 285—294. — *Chuang T. I.*, *Heckard L. R.* Seed coat morphology in *Cordylanthus* (*Scrophulariaceae*) and its taxonomic significance. — Amer. J. Bot., 1972, vol. 3, p. 258—265. — Kuijt J. The biology of parasitic flowering plants. Berkeley; Los Angeles: Calif. Univ. Press, 1969. 246 p. — *Musselman L. J.*, *Mann W. F.* A survey of surface characteristics of seeds of *Scrophulariaceae* and *Orobanchaceae*, using scanning microcsopy. — Phytomorphology, 1976, vol. 26, N 4, p. 370—378. — *Musselman L. J.*, *Parker C.* Surface features of *Striga* seeds (*Scrophulariaceae*). — Adansonia, 1981, ser. 2, fasc. 4, p. 353—368. — *Rubsamen T.* Morphologische, embryologische und systematische Untersuchungen an *Burmanniaceae* und *Corsiaceae* (Mit Ausblick auf die *Orchidaceae* — *Apostasioideae*): Dis. Bot., Berlin, Stuttgart: Cramer, 1986. 310 S.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 21 IX 1987.

УДК 576.312.3

Бот. журн., т. 73, № 8

С. И. Цитленок, О. Б. Вайшля

B-ХРОМОСОМЫ *FESTUCA PRATENSIS*

S. I. TSITLENOK, O. B. VAISHLYA. THE B-CHROMOSOMES OF *FESTUCA PRATENSIS*

У *Festuca pratensis* выявлен меж- и внутрипопуляционный полиморфизм по B-хромосомам. В наиболее неблагоприятных условиях произрастания отмечается увеличение числа растений с разным количеством и типами B-хромосом. Предполагается, что B-хромосомы имеют адаптивное значение для популяций *F. pratensis*.

В настоящее время трудно назвать семейство покрытосеменных растений, где бы отсутствовали B-хромосомы. Частота встречаемости растений с B-хромосомами лучше всего изучена в семействах *Asteraceae*, *Liliaceae* и *Poaceae* (Jones, 1975; Мошкович, 1979).

Целью данного исследования является изучение частоты встречаемости и морфологии B-хромосом у овсяницы луговой *Festuca pratensis* Huds. в некоторых ее популяциях Западной Сибири.

Материал и методика

Исследовали растения *F. pratensis* из пяти популяций лабазниково-полевицевого, мятликового, овсяницевого и ежево-снытьевого лугов и разнотравно-борцового сообщества поляны (Новосибирская обл.).

Кариотипы изучали на временных давленых препаратах из молодых корней. Корни предварительно обрабатывали 0.1 %-м раствором колхицина в течение 2 ч, затем фиксировали в спиртово-уксусной смеси (3 : 1). Препараты окрашивали гематоксилином (Смирнов, 1968). Из каждой популяции проанализировано от 24 до 110 растений. Рисунки сделаны с помощью рисовального аппарата РА-1. Гербарные образцы растений хранятся в Центральном сибирском ботаническом саду СО АН СССР (г. Новосибирск).

Результаты и их обсуждение

Исследуемые популяции овсяницы луговой встречаются на сенокосных лугах в темнохвойных лесах Салаирского кряжа. В течение последних 200—250 лет луговая растительность формируется под влиянием хозяйственной деятельности человека. А. В. Ронгинская (1984), рассматривая изменение луговых сообществ Салаирского кряжа при сенокосном и пастбищном их использовании, выявила общую направленность изменений лугов: от крупнотравных к ежовым → овсяницевым → тимофеечным → мятликовым → полевицевым.

Изучение кариотипа овсяницы луговой в некоторых динамических рядах сенокосной дигрессии лугов показало, что большинство растений имеет нормальный кариотип ($2n=14$). В трех популяциях отмечены растения с $2n=28$ и в одной — с $2n=42$. Только в одной из популяций не были обнаружены растения с В-хромосомами, а в остальных частота встречаемости растений с добавочными хромосомами довольно высокая и составляет 21.7—44.4 % (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

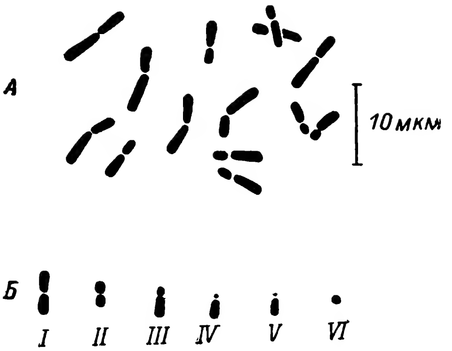
Число хромосом *Festuca pratensis* в различных популяциях

Местообитание	Условия произрастания популяции	Частота встречаемости растений, %								
		$2n=14$	$2n=28$	$2n=42$	$2n=14+1B$	$2n=14+2B$	$2n=14+3B$	$2n=14+4B$	$2n=14+5B$	Всего с В-хромосомами
Разнотравно-борцовое сообщество поляны	Пессимум ↑	55.5	0	0	11.1	11.1	20.8	0	1.4	44.4
Ежово-снытьевый луг		54.3	2.9	4.3	14.1	14.2	10.2	0	0	38.5
Овсяницевый луг	Оптимум	97.3	2.6	0	0	0	0	0	0	0
Лабазниково-полевицевый луг		78.1	0	0	13.6	5.4	0	0.9	1.8	21.7
Мятликовый луг	↓ Пессимум	75.5	1.0	0	10.4	9.4	0.9	0.9	1.9	23.5

Все популяции отмечены на глубокодерново-подзолистых серых лесных почвах, формирующихся на толще лёссовидных карбонатных суглинков (Ковалев и др., 1981), особенностью которых является слабокислая реакция среды. По данным N. Bosemark (1956), большая частота встречаемости растений овсяницы луговой с В-хромосомами наблюдается именно на тяжелых суглинистых почвах с кислой или слабокислой реакцией среды.

В популяциях лабазниково-полевицевого и мятликового лугов В-хромосомы у овсяницы луговой встречаются в основном в числе 1—2 (табл. 1). В разнотравно-борцовом сообществе полян и ежово-снытьевого луга число добавочных хромосом колеблется от 1 до 3, причем три В-хромосомы отмечены у большого числа растений. Максимальное число В-хромосом, равное пяти, отмечено в трех популяциях, но растения с пятью В-хромосомами встречались чрезвычайно редко, хотя в литературе (Bosemark, 1954) имеются данные о наличии 19 В-хромосом в кариотипе овсяницы луговой.

Классифицируя В-хромосомы овсяницы луговой, Bosemark (1954) выделил стандартный тип В-хромосом (длина их составляет 1/4 средней по размерам А-хромосомы) и производные от стандартного типа: маленькие (длина их не более 1/2 длины стандартной), очень маленькие (менее 1/2 длины стандартной) и



А — метафазная пластинка *F. pratensis* (2n=14); *Б* — типы добавочных хромосом: I — метацентрическая большая, II — метацентрическая стандартная, III — субметацентрическая большая, IV — акроцентрическая большая, V — телоцентрическая стандартная, VI — точечная В-хромосома.

большие В-хромосомы (в 2 раза больше стандартной). При характеристике добавочных хромосом овсяницы луговой мы пользовались классификацией Н. Д. Агаповой и В. Г. Грифа (1982), уточняя размеры хромосом по Bosemark. В изучаемых популяциях овсяницы луговой выявлено 6 типов В-хромосом: I — метацентрическая большая (длина 3.8—4.8 мкм, I^{c}=47.3—50.0 %), II — метацентрическая стандартная (длина 1.8—2.2 мкм, I^{c}=44.4—45.4 %), III — субметацентрическая большая (длина 3.0—3.7 мкм, I^{c}=33.3—37.6 %), IV — акроцентрическая большая (длина 3.3—4.7 мкм, I^{c}=9.6—10.6 %), V — телоцентрическая стандартная (длина 2.0—2.2 мкм, малое плечо измерить затруднительно, следовательно, I^{c} вычислить невозможно), VI — точечная (длина 1.2—1.3 мкм, положение центромеры неясно) (см. рисунок).

Определенный интерес представляет вопрос о влиянии степени доминирования овсяницы луговой на частоту встречаемости растений с добавочными хромосомами. В-хромосомы не выявлены у растений на овсяницевом лугу. Данная популяция встречается в наиболее благоприятном для овсяницы луговой местообитании, что подтверждается ее доминированием. В тех популяциях, где у овсяницы луговой есть конкуренты (на более ранних этапах сукцессии она испытывает конкурентное давление со стороны лесных и лесолуговых трав, а на более поздних этапах условия местообитания ухудшаются вследствие антро-

ТАБЛИЦА 2

Частота встречаемости вариантов кариотипа с В-хромосомами у *F. pratensis*, %

Кариотип	Тип В-хромосом	Местообитание популяции			
		разнотравно-борцовое сообщество поляны	ежово-снытьевый луг	лабазниково-полевицевый луг	мятликовый луг
14+1B	II	1.5	1.4	2.1	8.3
	III	2.5	10.0	9.8	0
	V	2.8	0.9	1.7	0
	VI	4.1	1.7	0	2.0
14+2B	I	3.1	2.1	1.6	0
	II	1.8	1.7	0.9	2.7
	IV	1.0	8.6	2.1	0
	V	1.4	0.5	0	1.1
	VI	1.7	0	0	4.6
	I+VI	0.4	0.9	0.7	0
	IV+VI	0.8	0	0	0
	V+VI	0.5	0.2	0	0.8
14+3B	VI	20.8	10.1	0	0.9
14+4B	VI	0	0	0.9	0.9
14+5B	VI	1.3	0	1.8	1.8

погенной нагрузки), у нее обнаружены добавочные хромосомы. По мере удаления от оптимума произрастания овсяницы луговой частота встречаемости растений с В-хромосомами в популяциях увеличивается (табл. 1).

В неблагоприятных местообитаниях у овсяницы луговой увеличивается и разнообразие вариантов кариотипа, обусловленных числом и типами добавочных хромосом. У растений с разнотравно-борцового сообщества поляны и ежово-снытьевого луга отмечено соответственно 14 и 11 вариантов. У растений, произрастающих на лабазниково-полевицевом и мятликовом лугах, выявлено одинаковое число вариантов кариотипов, равное девяти (табл. 2).

Выявленный у овсяницы луговой меж- и внутрипопуляционный полиморфизм по В-хромосомам способствует большей экологической пластичности организмов и позволяет присоединиться к мнению о том, что В-хромосомы увеличивают вариабельность и адаптивность видов (Fröst, 1956; Stebbins, 1966; Bosemark, 1967; Малахова, 1978; Цитленок, Недоспасова, 1982, и др.).

Из вышесказанного можно сделать следующие выводы.

1. У *F. pratensis* выявлен кариотипический полиморфизм, обусловленный наличием автополиплоидии и В-хромосом.

2. В наиболее неблагоприятных условиях произрастания увеличиваются число растений с В-хромосомами и разнообразие вариантов кариотипа, обусловленных числом и типами В-хромосом.

3. Предполагается, что полиморфизм по В-хромосомам имеет адаптивное значение для популяций овсяницы луговой.

ЛИТЕРАТУРА

Агапова Н. Д., Гриф В. Г. О хромосомной терминологии. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 9, с. 1280—1284. — *Ковалев Р. В., Корсунов В. М., Шоба В. Н.* Процессы и продукты в темнохвойных лесах. Новосибирск: Наука, 1981. 102 с. — *Малахова Л. А.* Популяционная цитогенетика цветковых растений. — В кн.: Эволюционная и популяционная генетика. М., 1978, с. 92—129. — *Мошкович А. М.* Добавочные хромосомы покрытосеменных растений. Кишинев: Штиинца, 1979. 164 с. — *Ронгинская А. В.* Антропогенные смены луговой растительности Салаирского кряжа. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 5, с. 616—623. — *Смирнов Ю. А.* Ускоренный метод исследования соматических хромосом плодовых. — Цитология, 1968, т. 10, № 12, с. 1601—1603. — *Цитленок С. И., Недоспасова Т. Г.* Изучение В-хромосом *Crepis sibirica* L. — Цитология и генетика, 1982, № 1, с. 28—31. — *Bosemark N. O.* On accessory chromosomes in *Festuca pratensis*. I. Cytological investigations. — Hereditas, 1954, vol. 40, N 3—4, p. 346—376. — *Bosemark N. O.* On accessory chromosomes in *Festuca pratensis*. III. Frequency and geographical distribution of plant with accessory chromosomes. — Hereditas, 1956, vol. 42, N 1—2, p. 189—210. — *Bosemark N. O.* Edaphic factors and geographical distribution of accessory chromosomes in *Phleum phleoides*. — Hereditas, 1967, vol. 57, N 1/2, p. 239—262. — *Fröst B. S.* The cytological behaviour of accessory chromosomes in *Centaurea scabiosa*. — Hereditas, 1956, vol. 42, N 3/4, p. 415—431. — *Jones R. N.* B-chromosome system in flowering plants and animal species. — Int. Rev. Cytol., 1975, vol. 40, p. 1—100. — *Stebbins J. L.* Chromosomal variation and evolution. — Science, 1966, vol. 152, N 3728, p. 1463—1469.

Томский государственный университет.

Получено 11 VII 1984.

УДК (581.8+581.4) : 582.717

Б. Ж. Кульбаева

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЯН НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ *HEUCHERA* И *TOLMIEA* (*SAXIFRAGACEAE*)

B. G. KULBAEVA. ANATOMICAL AND MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF THE SEEDS OF SOME MEMBERS OF THE GENERA *HEUCHERA* AND *TOLMIEA* (*SAXIFRAGACEAE*)

С помощью светового и сканирующего электронного микроскопов исследованы семена *Tolmiea menziesii* и 7 видов рода *Heuchera*. На основании анатомических исследований обнаружен единый план строения семенной кожуры обоих родов. При изучении микро- и макроморфологии семян названных родов определены признаки, по которым роды *Heuchera* и *Tolmiea* отличаются друг от друга. Для описания признаков поверхности семян, полученных на СКАНе, использована терминология Barthlott (1981).

Строение семян и скульптура их поверхности все чаще привлекаются как дополнительные признаки для систематики ряда семейств (Conolly, 1976; Kaplan, 1976; Barthlott, 1981; Kaplan, Stromschneider, 1984; Cornall, Bohm, 1985). Анатомические особенности строения семян видов сем. *Saxifragaceae* также применяют для систематики (Krach, 1976), так как объем и родственные связи этого древнего и полиморфного семейства остаются спорными (Kaplan, 1976; Капранова, Тихомиров, 1978; Kaplan, Stromschneider, 1984). В частности, описанный впервые Линнеем род *Heuchera* претерпел ряд ревизий и в монографии Rosendahl et al. (1936) включает 27 видов, отнесенных к 5 секциям. Часть видов рода *Heuchera* была выделена в отдельные монотипные роды, в том числе *Heuchera menziesii* в род *Tolmiea*. Использование особенностей анатомического строения семян, их макро- и микроморфологии для диагностических целей требует детального исследования, а для *Saxifragaceae* s. l. эти признаки изучены недостаточно. J. Krach (1976) дает описание (без иллюстраций) строения семян для подтрибы *Saxifraginae* (Engler, 1891) в целом; E. Corner (1976) приводит общие сведения о строении семян *Saxifragaceae* по литературным данным; сведения о строении семени *Tolmiea* отсутствуют. Описано строение семязачатка и незрелого семени *Heuchera purpurea* (Gäuman, 1919) и зрелого семени *Heuchera cylindrica* (Krach, 1976). F. Netolitzky (1926) по роду *Heuchera* ограничивается ссылкой на упомянутые данные E. Gäuman (1919).

Поверхность семян *Chrysosplenium*, *Saxifraga*, *Boykinia*, *Peltoboykinia*, *Suksdorfia* характеризуется большим разнообразием выростов экзотесты, кутикулы и эпикутикулярных образований, которые могут служить диагностическими признаками на уровне вида, рода, семейства (Conolly, 1976; Kaplan, 1976; Kaplan, Stromschneider, 1984; Cornall, Bohm, 1985). Структура поверхности семян *Heuchera* и *Tolmiea* в литературе не описана. Задачей настоящей работы явилось изучение анатомии семян и скульптуры их поверхности у некоторых представителей родов *Heuchera* и *Tolmiea* с целью выявления дополнительных признаков для таксономии этих родов.

Материал и методика

Семена для исследования получены из коллекции отдела Ботанический сад (открытый грунт, горки), Гербария, Ботанического музея Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Исследованы семена 8 видов из 2 родов сем. *Saxifragaceae* (Тахтаджян, 1987): *Heuchera* L. — *H. americana* L. (горки), *H. hispida* Hook. et Arn. (музей), *H. pubescens* Pursch (горки), *H. richardsonii* R. Br. (горки), *H. acutifolia* Rose (герб. № 8806), *H. cylindrica* Dougl. (горки), *H. macrophylla* Lodd. et G. Don (музей);

Tolmiea Torr. et Gray — *T. menziesii* (Hook) Torr. et Gray (горки; лист без номера, год сбора 1883).

Сухие семена предварительно размягчали в смеси спирт—глицерин—вода (1 : 1 : 1), свежесобранные семена фиксировали в FAA. Срезы толщиной 5—8 мкм готовили на замораживающем микротоме и окрашивали I+KI, суданом-III, флороглюцином (Прозина, 1960; Фурст, 1979). Исследование проводили под световым микроскопом МББ-1А; поверхность изучали с помощью стереоскана Jeol-35C по стандартной методике (наклеивание семян на латунные столики и напыление их золотом). Для описания поверхности семян использована терминология, предложенная W. Barthlott (1981), который выделяет признаки первичной, вторичной и третичной скульптур. Первичная скульптура поверхности определяется формой клеток эпидермы. Ее характеризуют очертания клеток, особенности антиклинальных стенок, рельеф клеточных границ и кривизна внешней периклинальной стенки, обусловливающая различные выросты, т. е. признаки внешнеразличимой поверхности семени (макроморфология). Вторичная скульптура поверхности создается тонким рельефом стенок (скульптура кутикулы) и их вторичными утолщениями; третичная — эпикутикулярными выделениями (воска и т. п.). Вторичная и третичная скульптуры определяют микроморфологию семени.

Результаты и обсуждение

Род *Heuchera*. Семена овальные (*H. hispida*, *H. americana*, *H. cylindrica*), овально-эллиптические с зауженным халазальным концом (*H. richardsonii*), неправильно-овальные (*H. acutifolia*); поверхность семян шиповато-сосочковая или сосочковая (рис. 1, *1*, *2*; см. таблицу на вклейке, *1*—*4*). Окраска коричневая или темно-коричневая. Отношение длины к ширине 1.60—1.97 (за длину принимается расстояние по оси от микропилярного конца до халазального).

Микропиле расположено рядом с рубчиком (рис. 1, *1*; см. таблицу, *5*). Рафе выражен четко и тянется вдоль семени до халазы (рис. 1, *2*; см. таблицу, *4*). Характеризуя первичную скульптуру поверхности (макроморфологию) исследованных нами видов, можно отметить следующее: клетки эпидермы семени с поверхности видны как изодиаметрические (рис. 1, *3а*), расположенные правильными продольными рядами (см. таблицу, *1*—*3*); исключение составляют прямоугольные, вытянутые параллельно длине семени клетки рафе (рис. 1, *3б*; см. таблицу, *4*). Антиклинальные стенки извилистые, характер извилистости U-образный, степень погруженности границ различна у разных видов. В зависимости от степени погруженности границ и степени извилистости формируются лопасти клеток, различающиеся у видов по длине и ширине. Четко выраженные широкие лопасти со вздутиями на концах характерны для *H. cylindrica* (см. таблицу, *6*); узкие, длинные — для *H. richardsonii* (см. таблицу, *7*); короткие и широкие — для *H. pubescens*, *H. acutifolia* (см. таблицу, *8*, *9*); нечетко выраженная извилистость — для *H. americana*, *H. hispida* (см. таблицу, *10*, *11*).

Внешняя периклинальная стенка клеток эпидермы образует выросты трех типов: шип (по высоте больше длины клетки), сосочек (равен длине клетки) и бугорок (меньше длины клетки). Эти 3 типа выпуклых клеток различаются и по расположению их на семени: 1-й — клетки, заканчивающиеся шипом, располагаются по всей поверхности семени; 2-й — клетки, заканчивающиеся сосочком, располагаются на стороне антирафе в центре семени (в дальнейшем мы их называем центральной группой клеток антирафе); 3-й — клетки с бугорком, располагаются на рафе. В центре семени шипы расположены перпендикулярно его поверхности, а на микропилярном и халазальном концах — под углом.

Длина и форма шипов (1-й тип) различны у разных видов. Длинные (вдвое больше длины клетки) шипы, сильно сплющенные по бокам — у *H. richardsonii*, *H. pubescens*, *H. macrophylla*; у *H. acutifolia* они отсутствуют.

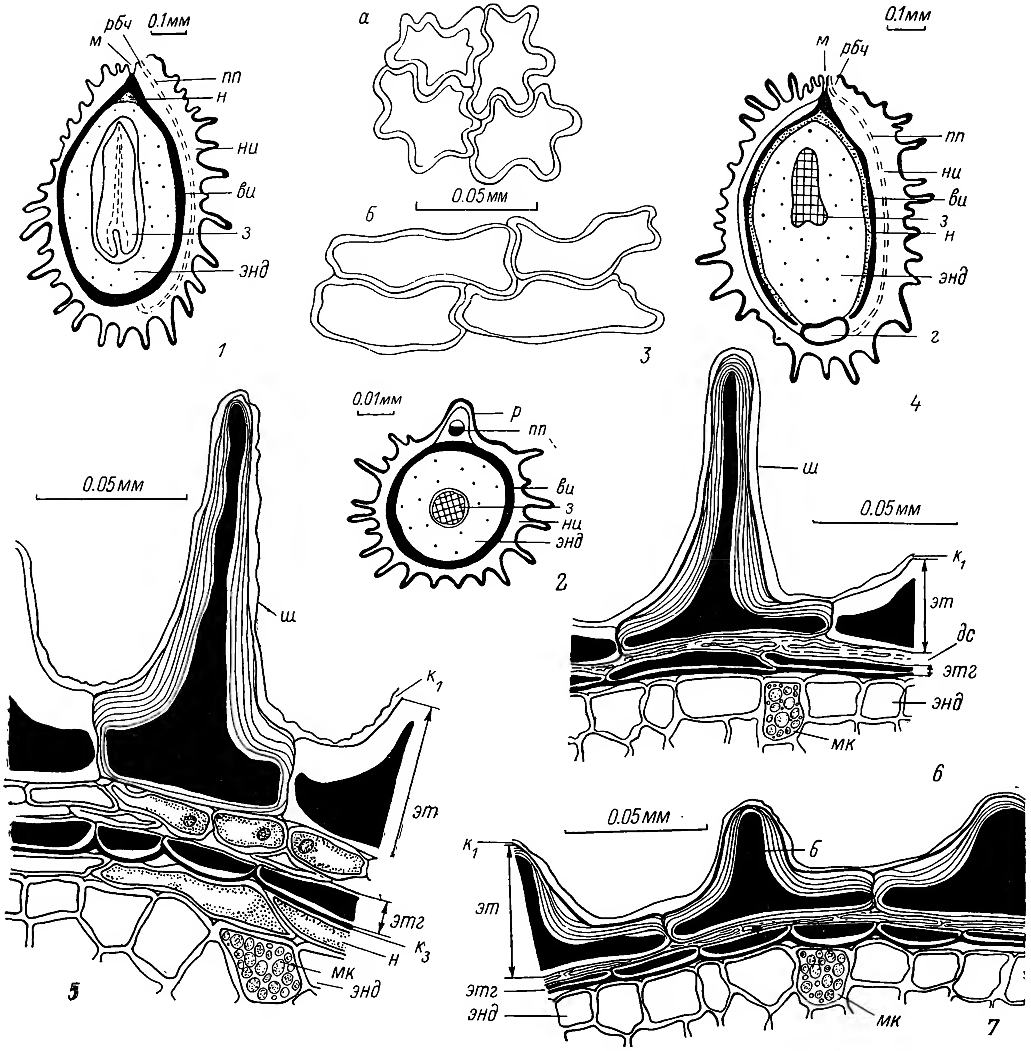


Рис. 1. Строение семени *Heuchera cylindrica*.

1 — продольный срез зрелого семени, *2* — его поперечный срез, *3* — парадермальный срез клеток экзотесты на всей поверхности семени (*а*) и на рафе (*б*), *4* — продольный срез незрелого семени, *5* — его поперечный срез (фрагмент), *6* — продольный срез незрелого семени (фрагмент), *7* — продольный срез через центральную группу клеток антирафе зрелого семени (фрагмент).

Центральная группа клеток антирафе (2-й тип) отличается от остальных клеток поверхности по характеру выроста внешней периклинальной стенки — сосочка. У *H. cylindrica*, *H. richardsonii*, *H. pubescens* он заостренный, сжатый с боков (см. таблицу, *6—8*); такой же заостренный и сжатый с боков, но меньший по высоте — у *H. acutifolia* (см. таблицу, *9*); у *H. hispida* — прямосрезанный, округлый (см. таблицу, *11*); у *H. macrophylla*, *H. americana* — кососрезанный, сжатый (см. таблицу, *10*, *12*). Клетки в районе рубчик—микропиле мельче и заканчиваются шипом.

Поверхность семени у представителей рода *Heuchera* покрыта кутикулой и воском. Кутикулярная поверхность (вторичная скульптура) бороздчатая; на антиклинальных границах бороздки параллельные, на поверхности клеток более короткие, беспорядочно расположенные (см. таблицу, *6—12*); разнообразны и эпикутикулярные образования (третичная скульптура). Наличие и расположение эпикутикулярных образований (воска) для многих семейств являются диагностическими признаками и могут служить для уточнения систематического положения (Heywood, 1968). У видов рода *Heuchera* они располагаются в форме хлопьев по всей поверхности (*H. pubescens*, см. таблицу, *8*) или только у основания клеток (*H. hispida*, см. таблицу, *11*), в виде глыбок или гребней на поверхности лопастей или у их основания (*H. richardsonii*, *H. americana*, *H. acutifolia*, *H. macrophylla*, см. таблицу, *7*, *9*, *10*, *12*).

Семенная кожура является производной обоих интегументов (рис. 1, *1*, *2*). В формировании микропиле принимают участие оба интегумента. Проводящий пучок доходит до халазы (рис. 1, *4*). Наружный и внутренний интегументы у семязачатка — из двух слоев (Gäuman, 1919). У незрелого семени кожура трехслойная (рис. 1, *5*). Наружная эпидерма внутреннего интегумента облитерируется на ранних стадиях развития семязачатка (Gäuman, 1919). В области микропиле и халазы число слоев больше. Наружная эпидерма наружного интегумента покрыта кутикулой. Клетки эпидермы имеют на срезе прямоугольные основания, увенчанные длинным конусовидным шипом. Оболочки слоистые, утолщенные; особенно сильно утолщена внешняя периклинальная стенка, образующая шип. Полость клетки заполнена темно-коричневым содержимым (флобафены), клеточные оболочки окрашены неоднородно: часть стенки вокруг полости светло-бурая, остальная — красно-коричневая. Наличие флобафенов Gäuman (1919) отмечает уже на стадии 4-ядерного зародышевого мешка. Внутренняя эпидерма наружного интегумента представлена крупными клетками с ядром, утолщенными целлюлозными стенками. Внутренняя эпидерма внутреннего интегумента — прямоугольными клетками с коричневым содержимым и утолщенными оболочками. Внутренняя периклинальная оболочка утолщена значительно сильнее. Полость также заполнена темно-коричневым содержимым. Внутренний интегумент отделен от наружного средней кутикулой, а от нуцеллуса внутренней кутикулой (рис. 1, *5*). Нуцеллус сохраняется в виде одного-двух слоев. В области халазы имеется многоклеточная гипостаза (рис. 1, *4*). Такую же структуру отмечает Gäuman (1919) у *H. purpurea*. В зрелом семени кожура двуслойная: наружная эпидерма наружного интегумента преобразуется в мощную пигментированную экзотесту, а внутренняя эпидерма внутреннего интегумента — в эндотегмен с утолщенными стенками и темным содержимым. Между эндотегменом и экзотестой сохраняется светлый слой с деформированными клетками (рис. 1, *6*). В экзотесте встречаются клетки с шипом (рис. 1, *6*) и клетки с бугорком (рис. 1, *7*). Внешние периклинальные стенки экзотесты и внутренние периклинальные стенки эндотегмена слоистые, утолщенные и темноокрашенные. Нуцеллус сохраняется только в области микропиле и халазы. Эндосперм развит хорошо, клетки его крупные, паренхимные, с целлюлозными стенками, содержат масла. В. А. Поддубная-Арнольди (1982) отмечает в эндосперме семени представителей сем. *Saxifragaceae* также белок и крахмал. Krach (1976) наличие белка и крахмала для подтрибы *Saxifraginae* не подтверждает. Зародыш прямой, до 3/4 длины семени, расположен у микропиле, дифференцирован на семядоли, гипокотиль и корешок, с хорошо видными прокамбиальными тяжами (рис.. 1, *1*).

Остальные изученные нами виды рода *Heuchera* имеют сходное анатомическое строение и различаются лишь размерами клеток.

Род *Tolmiea*. Семена округлые, поверхность шиповато-сосочковая (см. таблицу, *13*), отношение длины к ширине — 1.1 (рис. 2, *1*). Окраска темно-коричневая. Микропиле расположено рядом с рубчиком (см. таблицу, *14*, *16*). Рафе короткий, до 1/3 длины семени (см. таблицу, *13*, *14*).

Клетки эпидермы с поверхности изодиаметрические, антиклинальные стенки извилистые, границы клеток четкие, погруженные, лопасти короткие, широкие, извилистость U-образная (см. таблицу, *15*). Клетки эпидермы образуют выросты

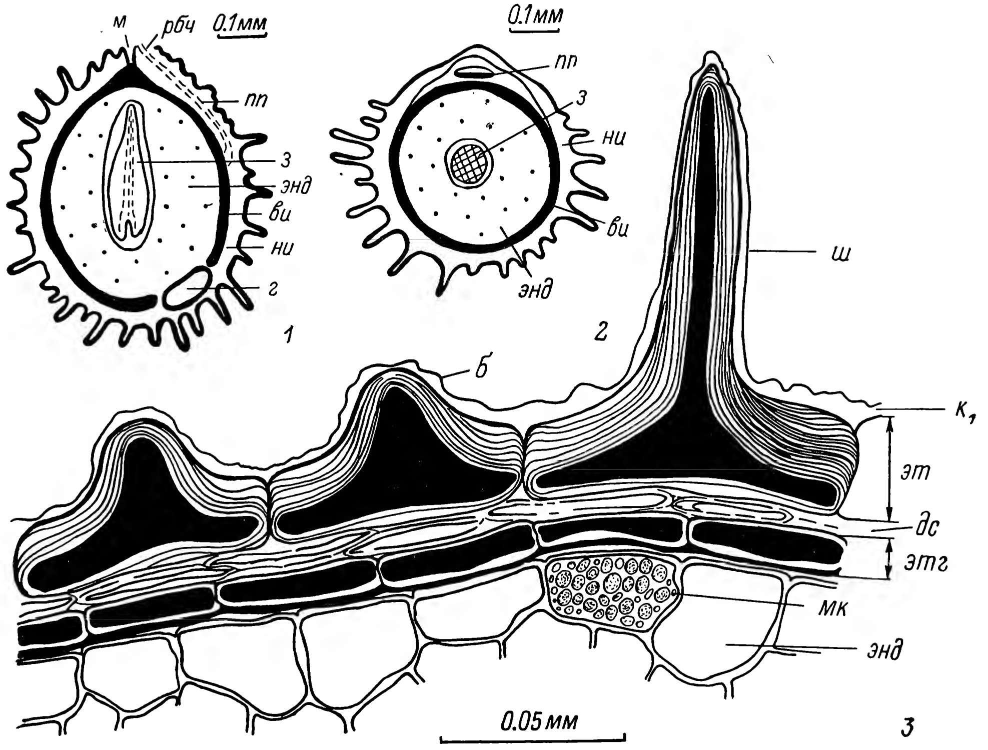


Рис. 2. Строение семени *Tolmiea menziesii*.

1 — продольный срез семени, *2* — его поперечный срез, *3* — фрагмент строения семени (поперечный срез). *б* — бугорок, *ви* — внутренний интегумент, *г* — гипостаза, *з* — зародыш, $к_1$ — наружная кутикула, *м* — микропиле, *мк* — масляные капли, *ни* — наружный интегумент; *пп* — проводящий пучок, *рбч* — рубчик, *р* — рафе, *ш* — шип, *эт* — экзотеста, *этг* — эндотегмен, *энд* — эндосперм, *н* — нуцеллус, *дс* — деформированный слой.

двух типов: с шипом и бугорком. 1-й тип — клетки, оканчивающиеся конусообразным шипом, расположенным перпендикулярно к поверхности семени, он встречается по всей поверхности семени. 2-й тип — клетки, оканчивающиеся бугорком, они локализованы на рафе и антирафе (центральная группа клеток антирафе). Вторичная скульптура поверхности семени бороздчатая. Эпикутикулярные образования представлены округлыми глыбками на антиклинальных границах и у основания клеток (см. таблицу, *15*). Большим своеобразием отличаются клетки, образующие микропиле и рафе (см. таблицу, *14*, *16*). Микропиле окружено разнообразными клетками: вплотную к нему — катушковидные, вокруг них — более длинные валиковидные, и наконец, клетки с небольшим бугорком. Катушковидные и валиковидные сомкнуты плотно, а клетки с бугорком разделены эпикутикулярными образованиями в форме тесно прижатых бусинок (см. таблицу, *16*). Клетки рубчика прозенхимные, плотно сжатые, с бусинками эпикутикулярных образований. Анатомическое строение семени у *Tolmiea* подобно таковому у *Heuchera* (рис. 2, *3*).

В результате исследования семян монотипного рода *Tolmiea* и 8 видов рода *Heuchera* (с учетом данных Gäuman, 1919 о *H. purpurea*) выявлены сходства и различия в их строении на уровне родов и видов. Морфологически семена *Tolmiea* отличаются от семян *Heuchera* лишь размерами (отношение длины к ширине у *Tolmiea* — 1.1; у *Heuchera* — 1.6—1.97), а также более коротким и широким рафе (рис. 2, *1*, *2*; см. таблицу, *4*, *13*). Показано, что оба рода имеют единый анатомический план строения семенной кожуры: наибольшего развития достигают экзотеста и эндотегмен, содержащие пигмент; клетки экзотесты образуют выросты разной формы (шип, сосочек, бугорок); семяшов, микропиле и рубчик хорошо выражены.

Изучение макроморфологии семян *Heuchera* и *Tolmiea* позволяет выделить ряд диагностических признаков. При подобном исследовании у *Chrysosplenium* (Kaplan, Stromschneider, 1984) выделены константные признаки, характеризующие род, и признаки, по которым четко различаются виды внутри рода. Подобные выводы имеются в работе K. Kaplan (1976) по *Saxifraga.* При изучении макроморфологии семян *Heuchera* и *Tolmiea* обнаружены четкие межродовые различия по кривизне внешней периклинальной стенки экзотесты на рафе, антирафе и остальной поверхности семени. При этом у *Tolmiea* образуются 2 типа выпуклых клеток: шип и бугорок, а у *Heuchera* — 3 (шип, бугорок и сосочек). У *Tolmiea* шипы всегда перпендикулярны поверхности семени, у *Heuchera* они расположены в пределах одного семени под разными углами к поверхности. C. Rosendahl et al. (1936) и R. Taylor (1965) различают в роде *Heuchera* виды с семенами только бородавчатыми, только шиповатыми и почти гладкими. Результаты наших исследований показывают, что строение поверхности семян гораздо сложнее и вряд ли может быть ограничено рамками, указанными этими авторами. К межродовым различиям следует отнести строение зоны рубчик—микропиле (см. таблицу, *5*, *14*, *16*). Клетки экзотесты у *Tolmiea* отличаются от таковых у *Heuchera* по микроморфологии: локализация восковых глыбок у *Tolmiea* более компактна, чем у *Heuchera*. Анализ макро- и микроморфологии изученных видов позволяет выделить признаки, характерные для вида: размер и форма шипа, размер и форма сосочка центральной группы антирафе, характер извилистости основания клеток и глубина границ антиклинальных стенок, локализация и форма эпикутикулярных образований.

ЛИТЕРАТУРА

Капранова Н. Н., Тихомиров В. Н. О системе и филогении семейства камнеломковых. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1978, вып. 2, с. 108—120. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Семейство *Saxifragaceae.* — В кн.: Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М.: Наука, 1982, с. 110, 112—113. — *Прозина М. Н.* Ботаническая микротехника. М.: Высш. шк., 1960. 206 с. — *Тахтаджян А. Л.* *Saxifragaceae.* — В кн.: Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987, с. 147. — *Фурст Г. Г.* Методы анатомо-гистологического исследования растительных тканей. М., 1979. 155 с. — *Barthlott W.* Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. — Nord. J. Bot., 1981, vol. 1, N 3, p. 345—354. — *Conolly A. P.* Use of the scanning electrone microscope for the identification of the seeds, with special reference to *Saxifraga* and *Papaver.* — Folia quatern. 1976, p. 47. — *Cornall R. J.*, *Bohm B. A.* A monograph of *Boykinia*, *Peltoboykinia*, *Bolandra*, *Suksdorfia* (*Saxifragaceae*). — Bot. J. Lin. Soc., 1985, vol. 90, p. 1—71. — *Corner E. J. H.* Family *Saxifragaceae.* — In: Seed of dicotyledons. London, 1976, vol. 1, p. 250. — *Gäuman E.* Studien über die Entwicklungsgeschichte einiger *Saxifragales.* — Extr. Rec. Travaux Bot. Neerl., 1919, vol. 16, L. 3, 4, S. 287—294. — *Engler A. Saxifragaceae.* — In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien 1891, Tl 3, Abt. 2a, S. 41—93. — *Heywood V. H.* Scanning electrone microscopy and microcharacters in the fruits of the *Umbelliflorae—Caucalidae.* — Proc. Lin. Soc. Lond., 1968, vol. 179, N 2, p. 287—289. — *Kaplan K.* Zur Embryologie und Systematik der Gattung *Saxifraga.* — Bot. Jahrb. Syst., 1976, Bd 97, N 1, S. 61—71. — *Kaplan K.*, *Stromschneider M.* Micromorphologische Untersuchungen an Samenoberflächen in der Gattung *Chrysosplenium.* — Bot. Jahrb. Syst., 1984, Bd 104, Hf 4, S. 469—482. — *Krach J. E.* Die Samen der *Saxifragaceae.* — Bot. Jahrb. Syst., 1976, Bd 97, Hf 1, S. 1—60. — *Netolitzky F.* Anatomie der Angiospermen—Samen. — Handb. Pflanzenanat. Berlin, 1926, Bd 10, S. 152—153. — *Rosendahl C. O.*, *Butters F. K.*, *Lakela O.* A monograph of the genus *Heuchera.* — Minnesota Stud. Pl. Sci., 1936, vol. 2. 180 p. — *Taylor R.* The genus *Litophragma* (*Saxifragaceae*). — Univ. Calif. Publ. Bot., 1965, vol. 37, p. 1—122.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 I 1988.

УДК 576.3 : 005 : 582.682

И. Н. Сафонова

КАРИОСИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ТРИБ *PLATYSTEMONEAE* И *ESCHSCHOLZIEAE* СЕМЕЙСТВА *PAPAVERACEAE*

I. N. SAFONOVA. KARYOSYSTEMATIC STUDY OF THE TRIBES *PLATYSTEMONEAE* AND *ESCHSCHOLZIEAE* OF THE FAMILY *PAPAVERACEAE*

Проведено сравнительно-кариологическое исследование трех видов сем. *Papaveraceae*, один из которых — *Platystemon californicus* — принадлежит к трибе *Platystemoneae*, а два других — *Eschscholzia californica* и *Hunnemania fumariifolia* — к трибе *Eschscholzieae*. Кариотипы *Platystemon californicus* и *Eschscholzia californica* приводятся впервые. Обнаружены четкие кариологические различия между родами. Выявлены некоторые закономерности в распределении родов в трибах по величине хромосом и уровням плоидности. Показано, что цитологические данные согласуются с данными морфолого-географического анализа.

Наиболее полная систематическая обработка видов сем. *Papaveraceae* была предпринята F. Fedde в 1909 г. В своей монографии Fedde делит сем. *Papaveraceae* на 5 триб: *Platystemoneae*, *Eschscholzieae*, *Romnejeae*, *Chelidonieae*, *Papavereae*. В трибу *Platystemoneae* Fedde включает 3 близких рода: *Platystemon* Benth., *Meconella* Nutt., *Hesperomecon* Greene. В трибу *Eschscholzieae* входят, согласно Fedde, 3 рода: *Eschscholzia* Cham., *Dendromecon* Benth., *Hunnemania* Sweet.

Наименее продвинутой в эволюционном отношении является триба *Platystemoneae*, включающая род *Meconella*, у которого хорошо заметна примитивнейшая структура всего растения: листья простые, мутовчатые; околоцветник состоит из двух таких же мутовок; плод из трех плодолистиков; нити тычинок лепестковидно-расширены. Род *Platystemon* среди современных маковых имеет наиболее примитивную структуру плода. По типу образующего его гинецея и способу диссеминации плод плоскотычиночника вторично-апокарпный, дробный и членистый. Зрелый плод легко распадается на части, соответствующие в целом плодолистикам, которые в свою очередь разламываются на односемянные невскрывающиеся членики (Ильина, 1988). Плод открывается створками до основания. На гистологических срезах гиницея выявляется и другая характерная примитивная особенность его структуры — слабое развитие плацент, имеющих вид едва выступающих субмаргинальных полосок ткани плодолистиков (Ильина, 1968). Рыльца представляют простое продолжение плодолистиков и обычно свободные. Андроцей многочисленный, нити тычинок лепестковидно-расширены. Представители трибы *Platystemoneae* имеют только белую или бледно-желтую окраску лепестков, что также подчеркивает их примитивность. Ареал представителей трибы *Platystemoneae* крайне узок. Все они — растения, эндемичные для Тихоокеанского побережья Северной Америки с центром распространения на п-ове Калифорния (Fedde, 1909).

Триба *Eschscholzieae* включает 3 рода, сосредоточенные в юго-западной части Северной Америки. По сравнению с трибой *Platystemoneae* триба *Eschscholzieae* морфологически прогрессивна: завязь линейная, однокамерная, с двумя париетальными плацентами; рыльцевый аппарат усложненного типа, с тенденцией к слиянию отдельных частей; столбик очень короткий; рыльца дважды- или многошиловидно-нитевидные; тычинки с нитевидными нитями, тычиночная нить очень короткая. Представители трибы *Eschscholzieae* характеризуются желтой или оранжевой окраской лепестков.

Трибы *Platystemoneae* и *Eschscholzieae* цитологически исследованы слабо. Опубликованные данные касаются в основном чисел хромосом (Winge, 1925; Sugiura, 1931, 1936a, b, 1938; Lewis, Snow, 1951; Ernst, 1958, 1959), сравнительно-кариологическое исследование этих триб не проводили. Поэтому нам представляется интересным изучить данные трибы именно в таком аспекте.

В настоящей работе исследованы *Platystemon californicus* Benth. из трибы *Platystemoneae*, *Eschscholzia californica* Cham., *Hunnemania fumariifolia* Sweet из трибы *Eschscholzieae*.

Материал и методика

Подсчет хромосом и изучение кариотипа проводили на метафазных пластинках клеток меристемы корней. Для фиксации использовали корни, полученные при проращивании семян в чашках Петри. Семена растений были присланы из ботанических садов Венгрии и Бельгии.

Предобработку проводили монобромнафталином 1.5—2 ч при комнатной температуре. Корни фиксировали в смеси спирта и уксусной кислоты (3 : 1), окрашивали по Фельгену с применением холодного гидролиза (1N HCl — 5 мин, 50 % HCl — 20 мин). Затем приготовляли давленые постоянные препараты. Для изучения кариотипов у каждого вида растений отобрали по 7—8 пластинок, в которых все хромосомы лежали в одной плоскости и могли быть подсчитаны и зарисованы. Определяли размеры каждой пары хромосом в микрометрах, вычисляли центромерный индекс I^c. При построении идиограммы и классификации хромосом на метацентрические, субметацентрические и другие хромосомы использовали систему, предложенную Н. Д. Агаповой и В. Г. Грифом (1981).

Результаты и обсуждение

Литературные данные, которые приводятся ниже, говорят о том, что в пределах триб *Platystemoneae* и *Eschscholzieae* сем. *Papaveraceae* основное число хромосом $x=6, 7, 8$.

По роду *Hesperomecon* кариологические данные отсутствуют. Род *Meconella* был ранее изучен цитологически W. Ernst (1958). Он установил для *M. californica* Torr., *M. denticulata* Greene, *M. oregana* Nutt. 2n=16, для *M. linearis* (Benth.) Nels. et Macbr. определил 2n=14.

Мы исследовали цитологически основной род этой трибы — *Platystemon*. Для *P. californicus* наше определение числа хромосом 2n=12 совпадает с определениями, сделанными Н. Т. Кахидзе (1927), T. Sugiura (1931, 1936a), W. R. Ernst (1958). Описание кариотипа этого вида нами выполнено впервые. При изучении кариотипа данного вида мы столкнулись с рядом трудностей, так как в кариотипе есть плохо идентифицируемые хромосомы. Кариотип диплоидного вида *P. californicus* представлен 5 парами метацентрических хромосом и 1 гетероморфной парой хромосом, одна из которых субметацентрическая, а другая метацентрическая хромосома (рис. 1; см. таблицу). По длине различаются все пары хромосом, кроме IV и V пар, которые не различаются и по центромерному индексу. Спутничными являются II и V пары хромосом, спутники точечного типа, у субметацентрической хромосомы спутник прикреплен к короткому плечу. Общая длина диплоидного набора 62.1 мкм.

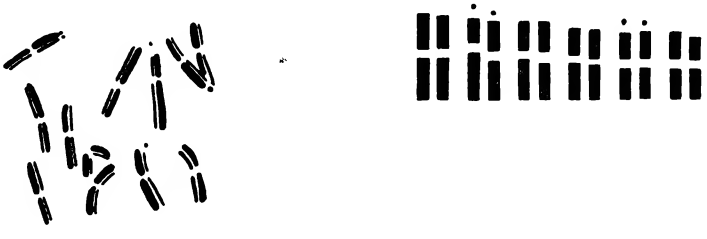


Рис. 1. Метафазная пластинка 2n=12 (*а*) и идиограмма (*б*) *Platystemon californicus*.

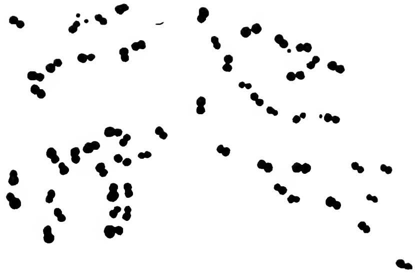


Рис. 2. Метафазная пластинка 2n=56 *Hunnemania fumariifolia.*

Триба *Eschscholzieae* включает 3 рода. Из рода *Dendromecon* цитологически изучены *D. rhamnoides* Greene и *D. rigida* Benth., число хромосом которых, по данным L. Lens (1950) и Ernst (1958), 2n=56. Для монотипного рода *Hunnemania* из литературы известны следующие числа хромосом: 2n=28 (Sugiura, 1931) и 2n=56 (Sugiura, 1936b; Ernst, 1959). По нашим данным, число хромосом *H. fumariifolia* 2n=56 (рис. 2). Хромосомы чрезвычайно мелкие, от 1.6 до 0.6 мкм дл., все метацентрические. Мы обнаружили 4 спутника точечного типа на хромосомный набор. Установленное нами для *Eschscholzia californica* число хромосом 2n=12 является не новым для этого рода. Ряд исследователей приводят такое же число: O. Winge (1925), T. Morinago et al. (1929), W. Lawrence (1930), E. Smith (1935—1936), C. Heiser (1948), Ernst (1958) и др. По литературным данным (Ernst, 1959; Mosquin, 1961), среди представителей рода *Eschscholzia*, помимо диплоидов, можно наблюдать тетраплоиды, 2n=24, у видов *E. covillei* Greene, *E. ramosa* Greene, *E. minutiflora* S. Wats — и гексаплоид, 2n=36, *E. minutiflora*. Помимо полиплоидного ряда с основным числом хромосом x=6, есть кариотипы с числом хромосом, кратным 7 и 8. Для *E. glyptosperma* Greene установлено 2n=14 (Lewis, Snow, 1951), для *E. douglasii* (Hook. et Arn.) Greene — 2n=16 (Winge, 1925). В связи с этим можно предположить развитие в роде анеуплоидных процессов, в результате которых происходило увеличение числа хромосом без значительных морфологических преобразований вегетативных и генеративных органов.

Длина и центромерный индекс наборов хромосом *Platystemon californicus* и *Eschscholzia californica*

№ пары хромосом	Длина, мкм	Центромерный индекс I^c, %	№ пары хромосом	Длина, мкм	Центромерный индекс I^c, %
Platystemon californicus			*Eschscholzia californica*		
I	6.2	46.7	I	2.4	46.3
IIa	5.7	30.1	II	2.3	45.2
IIб	5.6	43.6	III	2.1	46.4
III	5.5	45	IV	1.9	45.6
IV	4.9	41.6	V	1.7	43.6
V	4.7	44	VI	1.5	47
VI	4.2	43			

Наше определение размеров хромосом и их плеч позволяет следующим образом описать кариотип *E. californica*. Кариотип состоит из 6 пар метацентрических хромосом (рис. 3; см. таблицу). По длине различаются I, IV и VI пары хромосом. Общая длина диплоидного набора 23.7 мкм.

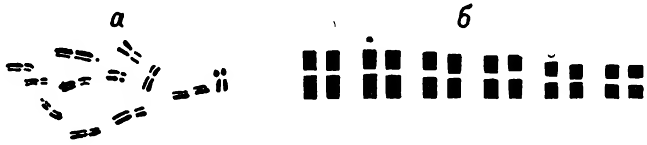


Рис. 3. Метафазная пластинка 2n=12 (*а*) и идиограмма (*б*) *Eschscholzia californica.*

Таким образом, опираясь на наши и литературные данные, мы можем следующим образом прокомментировать межродовые отношения на основе кариологического анализа: *Platystemon californicus* и *Eschscholzia californica* имеют одинаковое число хромосом — 2n=12. Кариотипы этих видов резко различаются между собой, и на основании морфологии хромосом нельзя говорить о близости этих видов. Существенным признаком является размер хромосом. Как видно из таблицы, хромосомы *Platystemon californicus* гораздо крупнее, чем у *Eschscholzia californica*, что подчеркивает примитивность рода *Platystemon*. С другой стороны, наличие субметацентрической хромосомы в кариотипе *Platystemon californicus* дает право говорить о прогрессивности его кариотипа в сравнении с кариотипом *Eschscholzia californica*, у которой все хромосомы метацентрические.

Триба *Platystemoneae* цитологически изучена недостаточно, но по предварительным данным можно сказать следующее: два близких рода — *Meconella* и *Platystemon* — имеют разные основные числа хромосом (x=7, 8 у рода *Meconella* и x=6 у рода *Platystemon*), что подчеркивает параллелизм и независимость происхождения данных родов. Для рода *Eschscholzia* установлен полиплоидный ряд 2n=12, 24, 36 с преобладанием диплоидных видов. Числа хромосом 2n=14 и 2n=16 встречаются редко, и их можно объяснить тем, что для рода *Eschscholzia* исходным, вероятно, было основное число хромосом, равное 6; в результате восходящей анеуплоидии возможно появление кариотипа с x=7, 8. Виды родов *Dendromecon* и *Hunnemania* являются полиплоидами, имеющими 56 хромосом. Теоретически мы можем предположить, что исходным основным числом хромосом для родов *Dendromecon* и *Hunnemania* было x=7. Следовательно, триба *Eschscholzieae* в отличие от трибы *Platystemoneae* включает роды с полиплоидными формами.

Изучив хромосомные числа и кариотипы представителей триб *Platystemoneae* и *Eschscholzieae*, мы можем сказать, что первичные американские трибы *Platystemoneae* и *Eschscholzieae* несомненно представляют собой фрагменты древних стадий развития маковых; это своего рода филогенетические тупики, в которые зашли первичные типы семейства. И кариологические данные согласуются с систематическими построениями Fedde, касающимися объема и состава триб *Platystemoneae* и *Eschscholzieae*.

ЛИТЕРАТУРА

Агапова Н. Д., Гриф В. Г. О хромосомной терминологии. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 9, с. 1280—1284. — *Ильина Г. М.* К морфологии гинецея плоскотычиничника калифорнийского (*Platystemon californicus* Benth.). — В кн.: Морфология высших растений. М.: Наука, 1968, с. 142—156. — *Ильина Г. М.* Порядок 22 *Papaverales*. — В кн.: Сравнительная анатомия семян. Т. 2. Л.: Наука, 1988, с. 208—235. — *Кахидзе Н. Т. Platystemon californicus*. — In: Tischler G. Pflanzliche Chromosomen-Zahlen. — Tabul. Biol., 1927, Bd 4, S. 1—83. — *Ernst W. R.* Chromosome numbers of some western *Papaveraceae*. — Contr. Dudley Herbarium, 1958, vol. 5, pt. 4, p. 109—115. — *Ernst W. R.* Chromosome numbers of some *Papaveraceae*. — Contr. Dudley Herbarium, 1959, vol. 5, Pt 5, p. 137—139. — *Fedde F. Papaveraceae—Hypecoideae* et *Papaveraceae—Papaveroideae*. — In: Engler A. Das Pflanzenreich, 1909, Hf 40 (IV, 104), S. 1—430. — *Heiser C. B.* Taxonomic and cytological notes on the annual species of *Helianthus*. — Bul. Torrey Bot. Club, 1948, vol. 75, N 5, p. 512—515. — *Lawrence W. J. C.* Incompatibility in polyploids. — Genetica, 1930, vol. 12, N 1—2, p. 269—296. — *Lens L. W.* Chromosome numbers of some western American plants. I. — Aliso, 1950, vol. 2, N 3, p. 317—318. — *Lewis H., Snow R.* A cytotaxonomic approach to *Eschscholzia*. — Madroño, 1951, N 9, p. 141—143. — *Morinago T., Fukushima E., Kano T.* et al. Chromosome numbers of cultivated plants. II. — Bot. Mag. Tokyo, 1929, vol. 43, N 515, p. 589—594. — *Mosquin T. Eschscholzia covillei* Greene, a tetraploid species from the Mojave Desert. — Madroño, 1961, vol. 16, N 3, p. 91—96. — *Smith E. Eschscholzia californica*. — In: Tischier G. Pflanzliche Chromosomen-Zahlen. — Tabul. Biol., 1935—1936, Bd 11, S. 281—304; Bd 12, S. 57—115. — *Sugiura T.* A list of chromosome numbers in angiospermous plants. — Bot. Mag. Tokyo, 1931, vol. 45, N 535, p. 353—355. — *Sugiura T.* A. list of chromosome numbers in angiospermous plants. 2. — Proc. Imp. Acad. Tokyo, 1936a, vol. 12, N 5, p. 144—146. — *Sugiura T.* Studies on the chromosome numbers in higher plants, with special reference to cytokinesis. 1. — Cytologia, 1936b, vol. 7, N 4, p. 544—595. — *Sugiura T.* A list of chromosome numbers in angiospermous plants. 5. — Proc. Imp. Acad. Tokyo, 1938, vol. 14, N 10, p. 391—392. — *Winge O.* Contributions to the knowledge of chromosome numbers in plants. — Cellule, 1925, t. 35, p. 303—324.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 II 1986.

УДК 634.0.811.13 Бот. журн., т. 73, № 8

Г. Ф. Антонова, В. В. Стасова

ОБРАЗОВАНИЕ И РАЗВИТИЕ ТРАХЕИД ПРИ ФОРМИРОВАНИИ ГОДИЧНОГО ПРИРОСТА ДРЕВЕСИНЫ В СТВОЛАХ *LARIX SIBIRICA* (*PINACEAE*)

G. F. ANTONOVA, V. V. STASOVA. THE FORMATION AND DEVELOPMENT OF THE TRACHEIDS IN THE ANNUAL INCREMENT OF WOOD IN TRUNKS OF *LARIX SIBIRICA* (*PINACEAE*)

Изучали сезонную динамику активности камбия и развития его ксилемных производных как процессов, определяющих формирование годичного прироста древесины в стволах *Larix sibirica*, а также влияние на процессы температуры воздуха и количества осадков. Активность камбия оценивали по числу делений инициалей, дифференциацию трахеальных элементов в зонах роста растяжением и вторичного утолщения — по продолжительности и скорости развития клеток. Процессы новообразования клеток и их развития в зонах имеют собственную динамику, обусловленную действием факторов внешней среды.

Процесс формирования древесины складывается из стадий новообразования клеток, роста и развития их первичной и вторичной клеточных стенок. Каждая из стадий вносит свой вклад в образование годичного прироста древесины. Новообразование клеток, происходящее благодаря работе камбия, определяет их число в годичном слое, а рост первичных клеточных стенок в фазе радиального расширения в сочетании с количеством клеток дает ширину прироста древесины; развитие вторичных клеточных стенок в фазе вторичного утолщения (или созревания) обеспечивает накопление основной части древесинного вещества в виде утолщенных клеточных оболочек трахеид. В общем интегральном процессе образования древесины эти стадии можно, по-видимому, рассматривать как отдельные процессы, поскольку они разобщены во времени и пространстве.

Решающее влияние на процессы оказывают внешние факторы. От температуры и влагообеспеченности, условий освещенности зависят производительность камбия, его активность (Мелехова, 1954; Лобжанидзе, 1961; Kozlowski, 1971; Судачкова, 1977), соотношение ранней и поздней древесины (Larson, 1964, 1967; Zahner et al., 1964), радиальный диаметр и длина трахеид, толщина их клеточных стенок (Larson, 1963; Richardson, 1964; Denne, 1971, 1976). Обстоятельная работа по выявлению механизма дифференциации ксилемы была проведена T. J. Wodzicki (1971) на стволах *Pinus sylvestris*.

Основной целью нашей работы явилось изучение сезонной динамики активности камбия и отдельных стадий дифференциации трахеид в стволах *Larix sibirica* Ledeb., растущей в лесостепной зоне Сибири, и связи процессов с факторами внешней среды.

Поскольку до сих пор в отечественной литературе использование терминов «камбий», «камбиальная зона», «дифференциация производных камбия» неоднозначно, то следует, по-видимому, оговорить их понимание и применение в статье.

Большой обзор литературы по пониманию и толкованию термина «камбий» приводит в своей статье A. Mahmood (1968). Вслед за I. C. Newman (1956) он принимает для всей зоны периклинального деления, куда входят инициальные клетки (камбиальные инициали), термин «камбиальная зона», что соответствует термину «камбий», по M. W. Bannan (1955). В дискуссии по этому вопросу K. Esau при обсуждении работы B. P. Wilson (1964) предложила называть камбиальной зоной область производства клеток, принимая за камбий ту единственную инициальную клетку, которая дает производные в обоих направлениях — в сторону ксилемы и флоэмы. Именно в таком понимании используется термин «камбий» в статье.

После деления камбиальной инициали образуются 2 клетки, одна из них остается меристематической, другая (материнская) делится в свою очередь, давая 2 дочерние клетки. Если материнская клетка образовалась со стороны флоэмы, 2 дочерние клетки становятся клетками флоэмы. Со стороны ксилемы собственно инициаль, материнская и 2 дочерние клетки представляют в совокупности «четверку Санио» (Mahmood, 1971). Деление дочерних клеток дает 4 новые ксилемные клетки — «группу четырех», по определению Mahmood (1968), — которые в ходе последующего развития превращаются в зрелые ксилемные элементы. Появление незрелой ксилемы в радиальном ряду группой из четырех трахеальных элементов происходит в конечном итоге в результате одного исходного деления камбиальной инициали (Newman, 1956).

Все клетки ксилемы (или флоэмы), начиная с материнской, относятся, по терминологии, предложенной Wilson с соавторами (1966), к области дифференцирующихся клеток, которая включает в себя, таким образом, ксилемные производные камбия, находящиеся в состоянии пролиферации, клетки зоны радиального расширения и зоны созревания (вторичное утолщение и лигнификация). Терминология хорошо отражает суть процессов, определяющих образование флоэмной и ксилемной тканей дерева, и использована нами для описания роста и развития производных камбия.

Материал и методика

Наблюдения проводили на 50—60-летних деревьях *Larix sibirica*, растущих в лиственнично-сосновом древостое в лесостепной зоне Сибири (Красноярский край). Образцы брали с 10—12 деревьев через каждые 10 дн в течение вегетационных периодов 1979—1980 гг. Деревья выбирали по годичному приросту двух предыдущих лет, выбраковывая стволы с выпадающими значениями среднего числа клеток в радиальном ряду трахеид и наличием реакционной древесины. Образцы выкалывали с помощью специального долота по окружности ствола при среднем уровне отбора 1.3 м, избегая эффекта окольцовывания. Расстояние между точками отбора было не менее 15 см. Диаметр образца составлял 0.8 см. Образцы нумеровали в соответствии с номером дерева и сразу помещали в фиксатор Чемберлена.

Срезы окрашивали крезиловым прочным фиолетовым (0.05%-й водный раствор) и заключали в глицерин-желатину или канадский бальзам. В восьми радиальных рядах на срезе подсчитывали клетки в камбиальной зоне, прикамбиальных зонах флоэмы и ксилемы — в зоне радиального расширения и зоне вторичного утолщения. Основанием для определения границ зон служили специфическое окрашивание клеток разной степени развития используемым метахроматическим красителем (Антонова, Шебеко, 1981а) и ряд цитологических признаков. В камбиальную зону включали все клетки, имеющие приблизительно одинаковые размеры, т. е. саму инициаль, зону периклинального деления (делящиеся материнские и дочерние клетки) и тканевые клетки до видимых признаков роста растяжением. В зону роста растяжением вошли клетки от начала заметного роста до образования вторичного утолщения. Появление вторичного утолщения определяли по отложению вещества клеточной стенки в углах клеток и формированию окаймления пор (Murmanis, Sachs, 1969). Клетки от начала вторичного утолщения до его завершения и исчезновения цитоплазмы относили к клеткам зоны вторичного утолщения. В зону зрелых клеток включали все клетки — от зоны вторичного утолщения до границы годичного слоя.

Активность камбия по производству клеток ксилемы в отдельные периоды вегетации рассчитывали по методу Mahmood (1971), основанному на наблюдении того, что одно исходное деление камбиальной инициали в сторону ксилемы поставляет 4 производные тканевые клетки (Newman, 1956). Это наблюдение было сделано для *Pinus radiata* D. Don. Изучая формирование и развитие ксилемы *Larix sibirica*, мы также наблюдали «группы четырех» в камбиальной зоне (группа ограничена более утолщенной оболочкой). При оценке числа делений камбиальных инициалей в сторону флоэмы учитывали, что одно исходное деление инициали дает 2 ситовидных элемента флоэмы.

Расчет продолжительности развития произведенных камбием трахеальных элементов ксилемы в зонах радиального расширения и вторичного утолщения проводили по модифицированным и дополненным нами (Антонова, Шебеко, 1981б) формулам, ранее предложенным Wodzicki (1971). Нужно отметить, что продолжительность пребывания клеток в зонах определяли по последней клетке, закончившей развитие к наблюдаемому моменту. Скорость развития в зонах рассчитывали как путь (число клеток), пройденный клеткой за единицу времени (Антонова, Шебеко, 1981б).[1]

Результаты и обсуждение

Камбиальная зона в радиальном ряду клеток древесины в стволах лиственницы сибирской в период покоя состоит в среднем из 5 клеток, куда входят камбиальная инициаль, ее флоэмные и ксилемные производные. В условиях лесостепной зоны Красноярского края в 1979 г. первые деления камбиальной инициали были отмечены во второй декаде мая, в результате чего образовались первые ситовидные элементы флоэмы текущего года. Тот факт, что после пробуждения камбия первыми начинают формироваться флоэмные элементы, отмечался в литературе. L. Murmanis, I. B. Sachs (1969) сообщали, что у *Pinus strobus* L. образуются 2 или 3 слоя ситовидных элементов, прежде чем начинают дифференцироваться клетки ксилемы. Такую же закономерность отмечал N. P. Kutscha с соавторами (1975), изучая сезонные изменения в камбии и его производных у пихты бальзамической *Abies balsamea* (L.) Mill.

Первые деления инициали в сторону ксилемы наблюдали в третьей декаде мая. Последние клетки ксилемы и флоэмы камбий производит в конце июля. Из двух с половиной месяцев вегетационного периода, когда камбий активен, наиболее интенсивным по числу делений был июнь с максимумом активности в третьей декаде месяца. Деление инициали в этот период происходило в среднем через 2.8 сут. Если раздельно проследить динамику активности по производству флоэмных и ксилемных клеток, то следует отметить, что максимум делений в сторону флоэмы наблюдали для сезона 1979 г. в начале июня, в сторону кси-

---

[1] Данные о количестве осадков и средних, максимальной дневной и минимальной ночной температурах воздуха любезно предоставлены сотрудником Института леса и древесины В. Д. Стакановым.

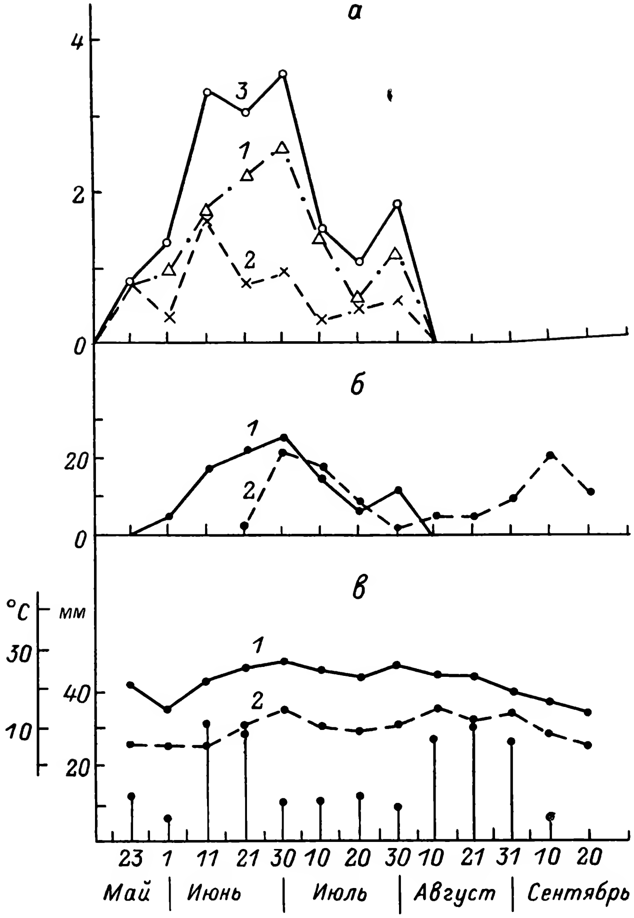


Рис. 1. Сезонная динамика (1979 г.).

а — активности камбия в сторону ксилемы (*1*), флоэмы (*2*), общей (*3*); *б* — прироста (в %) общего числа клеток (*1*) и зрелых трахеид (*2*); *в* — температуры максимальной (*1*), минимальной (*2*) и количества осадков (общее за 10 дн).

лемы — в конце месяца (рис. 1, *а*). В общем же в период активности камбиальные инициали делились чаще в сторону ксилемы, чем в сторону флоэмы. Соотношение делений (см. таблицу) дает представление о том, на выработку каких элементов в отдельные периоды была направлена работа камбия. Если, например, в первой декаде июня и в последних двух декадах июля камбиальные инициали чаще давали проводящие элементы флоэмы, то в период с 10 июня по 10 июля — трахеальные элементы. Среднее число делений инициали в сторону ксилемы и флоэмы составило 3 : 1. Именно в таком соотношении за сезон образовались в радиальном ряду ситовидные элементы флоэмы и трахеальные элементы ксилемы.

В вегетационный период 1980 г. у тех же деревьев работа камбия также началась во второй половине мая с производства клеток флоэмы (рис. 2, *а*). Однако первые вновь образованные клетки ксилемы появились только в первой декаде июня, что определялось погодными условиями. Как и в предыдущий сезон, камбиальные инициали наиболее активно делились в июне, но в отличие от предыдущего сезона пик активности камбия наблюдали во второй декаде месяца. В тот же период отмечали максимальное по сезону производство фло-

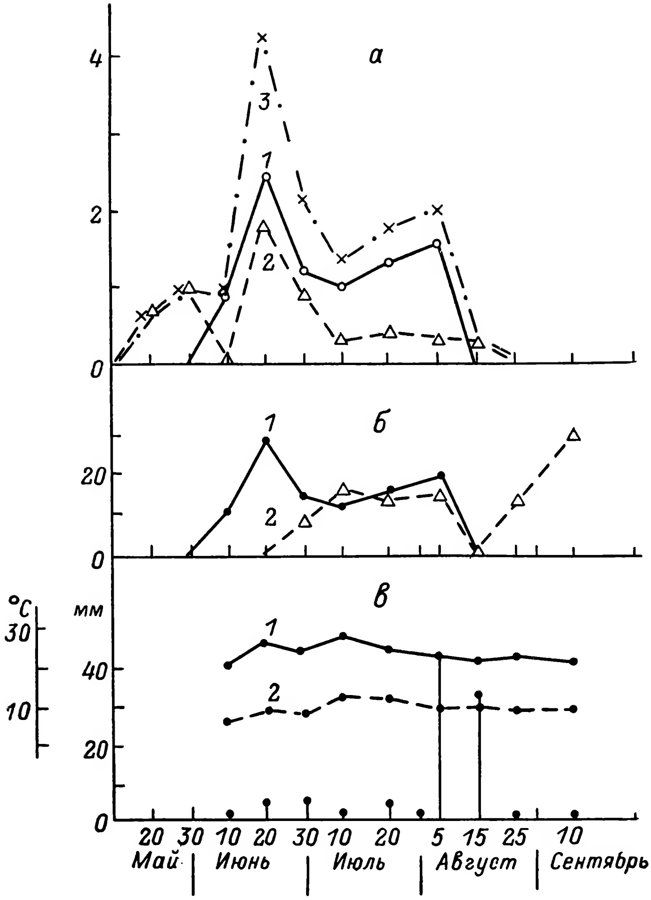


Рис. 2. Сезонная динамика (1980 г.).

Обозначения те же, что на рис. 1.

эмных элементов. По совокупности данных деление камбиальных инициалей происходило в это время в среднем через 2. 3 сут, что превышает по интенсивности период максимальной активности камбия в 1979 г. Общее соотношение делений инициали в сторону флоэмы и ксилемы в 1980 г. составило 3 : 1. Вероятно, в постоянстве этого числа отражается закономерность, которую отметил В. М. Еремин (1984) при изучении анатомии коры различных хвойных пород: соотношение откладываемых элементов флоэмы и ксилемы зависит от условий местообитания.

Как и в 1979 г., в сезон 1980 г. интенсивность деления инициалей в сторону ксилемы снижается в середине июля и вновь усиливается в конце месяца. Известно, что решающим условием активизации камбия, особенно в начале вегетации, когда еще достаточны запасы влаги в почве, является температура (Kozlowski, 1971; Судачкова, 1977). В дальнейшем регулирующим деятельность камбия фактором становится также количество осадков (Wodzicki, 1971; Mahmood, 1971; Юревич, 1977). При достаточной влагообеспеченности в вегетацию 1979 г. интенсивность делений камбиальных инициалей в сторону ксилемы увеличивается с повышением температуры (рис. 1, *а*, *в*). В июне 1980 г., пока достаточны запасы влаги в почве, температура также положительно влияет на работу камбия (рис. 2, *а*, *в*). Усиливающаяся засуха вызывает снижение его

Динамика образования и развития трахеальных элементов ксилемы в стволе *Larix sibirica*

Дата отбора образцов	Соотношение делений инициали ксилема : флоэма	Продолжительность развития трахеид в зонах, сут		Время встраивания клеток в зону развития, сут			Скорость изменения положения клеток в зонах, клетка/сут	
		роста растяжением	созревания	роста растяжением	созревания	зрелой ксилемы	роста растяжением	созревания
				1979 г.				
23 V	0 : 1							
1 VI	3 : 1	10.0		4.0				
11 VI	1.1 : 1	13.1		1.5			0.65	
21 VI	2.8 : 1	12.4	10.4	1.1	1.4	13	0.80	0.65
30 VI	2.7 : 1	8.4	9.6	1.0	0.8	1.1	0.93	1.14
10 VII	4.8 : 1	10.6	16.1	1.7	1.2	1.5	0.51	0.74
20 VII	1.3 : 1	15.0	30.6	4.0	2.0	2.9	0.20	0.45
30 VII	1.9 : 1	3.7	36.9	2.4	1.5	14.3	0.19	0.54
10 VIII			39.6			3.3		0.45
21 VIII			42.4			5.0		0.37
31 VIII			46.5			2.6		0.28
10 IX			50.1			1.2		0.15
20 IX			50.3			2.2		0.09
				1980 г.				
20 V	0 : 1							
30 V	0 : 1							
10 VI	1 : 0	11.5		3.0				
20 VI	1.3 : 1	9.1	11.0	1.0	1.8		0.81	0.51
30 VI	1.3 : 1	13.3	16.9	2.0	1.5	3.7	0.43	0.56
10 VII	2.9 : 1	10.7	18.3	2.4	1.6	1.9	0.34	0.57
22 VII	3 : 1	7.1	24.5	2.3	1.8	2.5	0.31	0.50
5 VIII	4.2 : 1	4.0	20.1	3.3	1.1	5.0	0.13	0.77
15 VIII			30.0			6.5		0.49
25 VIII			36.3		41	2.2		0.33
10 IX			31.2			1.4		0.10

активности, несмотря на то что температура в первой декаде июля повышается. Интенсивность делений камбиальных инициалей усиливается только в конце июля—начале августа вследствие выпадения большого количества осадков.

Производительность камбия в отдельные периоды сезона характеризуется приростом общего числа клеток ксилемы по радиальному ряду трахеид образующегося годичного слоя, процесс дифференциации — приростом зрелых трахеид.

Динамика прироста произведенных камбием клеток ксилемы повторяет, естественно, динамику деления камбиальной инициали в сторону образования трахеальных элементов (рис. 1, *а*, *б*; 2, *а*, *б*). В 1979 г. в период наиболее активной работы камбия, т. е. в июне, образовалось 65 % клеток годичного слоя, в 1980 г. — 55 %. В течение июля соответственно по сезонам камбий дал 30 и 45 % клеток прироста древесины. Общее число клеток ксилемы, произведенных камбием за эти вегетационные периоды, составило 40 и 32.

Кривые прироста общего числа клеток ксилемы и зрелых трахеид сдвинуты во времени относительно друг друга, что обусловлено длительностью процесса дифференциации. Первые зрелые ранние трахеиды годичного слоя древесины 1979 г. появляются в конце второй декады июня, т. е. через 20 сут после их новообразования (рис. 1, *б*). В последней декаде июня вследствие благоприятных погодных условий — увеличения температуры на фоне достаточных запасов почвенной влаги, накопленной за зимне-весенний период, — процесс дифференциации трахеид резко активизируется, что вообще совпадает с усилением всех ростовых процессов. В июле наблюдается постепенное снижение темпа дифференциации, но если в конце месяца деятельность камбия активизируется вследствие повышения дневной температуры воздуха, то ускорения процесса дифференциации не отмечено. Этот факт указывает на разобщенность процессов новообразования клеток и их развития. Та же особенность отмечалась нами и при образовании древесины в побегах лиственницы (Антонова, Шебеко, 1981б) и, по-видимому, связана с разным механизмом контроля за процессами производства клеток камбием и их последующей дифференциацией (Lason, 1960; Zahner et al., 1964). Снижение прироста зрелых трахеид во второй половине июля обусловлено, вероятно, недостатком субстрата для синтеза компонентов клеточных стенок, так как при повышенной температуре и недостатке влаги фотосинтез снижается (Larson, 1964; Luukkanen et al., 1975), а расход ассимилятов на дыхание увеличивается (Larson, 1967). Кроме того, в условиях засухи снижается транспорт ассимилятов (Larson, 1964; Whitmore, Zahner, 1966). В июле заканчивается дифференциация практически всех ранних трахеид годичного слоя древесины.

Образование поздних трахеид в нижней части стволов лиственницы сибирской в 1979 г. началось в конце июня. Всего с 21 по 30 июня прошло в среднем 2.7 деления инициали в сторону ксилемы и в результате двух из них появились первые клетки поздней древесины. Рост растяжением этих клеток начался в тот же период. Появление поздних трахеид в зоне зрелой ксилемы наблюдали в первой декаде августа. Таким образом, процесс дифференциации первых трахеид поздней древесины продолжался около 40 сут. По кривой прироста зрелых трахеид развитие большинства из них продолжалось весь август и первые две декады сентября. Выход трахеид в зону зрелой древесины активизируется в первой декаде сентября, но последние клетки заканчивают свое развитие во второй декаде.

Динамика прироста зрелых трахеид годичного слоя древесины 1980 г. тоже имеет четко выраженный минимум (рис. 2, *б*), однако по времени он приходится на середину августа, что вообще согласуется с общим временны́м сдвигом ростовых процессов сезона вследствие погодных условий периода вегетации. Так, первые ранние трахеиды заканчивают свое развитие тоже за 20 сут, но появляются они в слое зрелой древесины в конце июня. Последние клетки ранней древесины дифференцируются полностью к 15 августа.

Завершение формирования ранних трахеид совпадает с минимумом в приросте зрелых элементов (рис. 1, *б*; 2, *б*). Поскольку в то же время завершается работа камбия, можно предположить, что все вместе взятое отражает момент в жизни дерева, когда процессы, связанные с видимым ростом, прекращаются и происходит переключение метаболических систем на завершение тех процессов, которые ведут к созреванию поздних трахеид и подготовке дерева к покою.

Образование поздних трахеид в 1980 г., как и в предыдущий сезон, началось в третьей декаде июня, но в отличие от 1979 г. все клетки, произведенные камбием в этот отрезок времени, развивались уже как клетки поздней древесины. Причиной перестройки ростовых процессов, результатом которой явилось появление в годичном слое поздних трахеид, послужил недостаток влаги в конце июня, наиболее резко выраженный в сезон 1980 г. Засушливые условия, как указывает B. Zahner с соавторами (1964), стимулируют переход от ранней древесины к поздней.

В зоне зрелых клеток первые поздние трахеиды появляются в середине августа (рис. 2, *б*), затем их созревание резко усиливается и завершается в первой декаде сентября. Общая продолжительность развития первых поздних трахеид составила 50—55 сут.

Таким образом, развитие трахеид в зависимости от их типа продолжается от 20 до 50—60 сут.

В пределах этого срока часть времени клетка находится в зоне роста растяжением, часть — в зоне вторичного утолщения. Причем продолжительность развития в зонах для ранних и поздних трахеид различна. Развитие первичной клеточной стенки в зоне роста растяжением у ранних трахеид годичного слоя 1979 г. продолжалось 10—13 сут, слоя древесины 1980 г. — 9—11 сут. Развитие клеток в зоне завершилось в общем в конце июня. В 1980 г. продолжительность развития первичной клеточной стенки поздних трахеид составила 4—13 сут, с минимальной продолжительностью для последних клеток ряда. Развитие в зоне радиального расширения поздние трахеиды заканчивают в первых числах августа. Принимая во внимание, что внешние размеры клеток (радиальный размер) в сочетании с числом клеток в радиальном ряду определяют ширину образовавшегося годичного слоя и что деятельность камбия также заканчивается к этому периоду сезона, можно считать, что внешний размер годичного прироста к началу августа уже определен. Именно эти данные фиксируются при использовании общепринятых приемов оценки роста дерева по диаметру за вегетационный период.

Как показывают расчеты и наблюдения за развитием клеток в радиальном ряду, к концу июля—началу августа в стволах лиственницы сибирской полностью завершают свое развитие только ранние трахеиды. Развитие вторичного утолщения всех ранних трахеид продолжалось со второй декады июня до конца июля. Для отдельных клеток это составило в зависимости от сезона 10—30 сут (1979 г.) и 11—25 сут (1980 г.) (см. таблицу).

В поздних трахеидах в конце июля—первых числах августа только начинается образование вторичной клеточной стенки. В зависимости от погодных условий сезона процесс длится от 37 до 50 сут (1979 г.) или от 24 до 36 сут (1980 г.) (см. таблицу). Таким образом, после завершения формирования внешних границ годичного слоя в поздней его части (для лиственницы составляет половину образовавшихся клеток) еще в течение полутора и более месяцев продолжается накопление биомассы древесины.

Kutscha с соавторами (1975) и Wodzicki (1971) показали, что продолжительность развития в зонах дифференциации ранних и поздних трахеид других хвойных (*Abies balsamea*, *Tsuga canadensis*, *Pinus resinosa*, *P. radiata*, *P. sylvestris*), растущих в США, Австралии, Польше, также варьирует по сезону и может составить от 8 сут в зоне роста растяжением для ранних трахеид в раннем периоде сезона до 18—30 сут в конце, в зоне вторичного утолщения — от 6—15 сут до 3—4 недель, для поздних — 10—14 сут в зоне роста растяжением и 28—60 сут в зоне созревания. В побегах лиственницы развитие трахеид продолжалось в общем случае 15—20 сут (Антонова, Шебеко, 1981б).

Время, требуемое для лигнификации стенок трахеид, специально в работе не рассчитывали. Известно, что лигнификация наступает только тогда, когда в клетках уже формируется вторичная клеточная стенка (Hepler et al., 1970; Kozlowski, 1971). Начинаясь в срединной пластинке в углах клеток, лигнификация распространяется на всю срединную пластинку и по мере развития вторичного утолщения — последовательно на первичную и вторичную клеточные стенки. Изменение плотности пространственной структуры вещества стенки с возникновением сетки лигнина (Эриньш, 1977) хорошо фиксируется таким метахроматическим красителем, как крезиловый прочный фиолетовый (Антонова, Шебеко, 1981а), что позволило нам проследить за процессом лигнификации при изучении формирования древесины в побегах лиственницы. В двухлетних побегах время лигнификации трахеид было приблизительно равно половине общей продолжительности созревания (Антонова, Шебеко, 1981б). В стволах лиственницы лигнификация начинается в углах уже 2—4-го рядов клеток от начала созревания, что соответствует $^1/_4$—$^1/_8$ всех клеток зоны вторичного утолщения. Можно предположить исходя из этого, что продолжительность лигнификации будет лишь немного меньше продолжительности общего времени созревания трахеид, особенно в конце сезона.

По продолжительности развития клеток в зонах дифференциации довольно трудно проследить сезонную динамику процессов роста первичной клеточной стенки и накопления биомассы, так как не всегда ускоренный темп развития в зоне соответствует и сокращенной длительности процесса. Более информативны такие показатели, как «время встраивания» клетки в зону (или время «перехода» из одной зоны в другую) и скорость изменения положения клетки в зоне (или скорость развития в зоне). При подобной оценке становятся очевидными не только факт торможения или ускорения общего процесса на определенном этапе, а также интенсивность развития клеток в зонах дифференциации, но и доминирование той или иной фазы в разные периоды сезона. Появляется, кроме того, возможность сравнения активности ростовых процессов как по сезону, так и между сезонами.

Скорость развития в зоне радиального расширения для обоих периодов вегетации (см. таблицу) имеет четко выраженные максимумы. Для сезонов 1979 и 1980 гг. они приходятся соответственно на третью и вторую декады июня и совпадают с максимальной активностью камбия в те же сезоны роста. Так же как и в динамике работы камбия, в начале вегетации 1979 г. наблюдалось увеличение темпа развития трахеид до конца июня, а в июле месяце — снижение. В 1980 г. наивысшая скорость развития в зоне радиального расширения отмечена во второй декаде июня (см. таблицу). Уже в начале июля она снижалась почти в 2 раза и продолжала постепенно уменьшаться в ходе вегетации. Все изменения в скорости развития клеток в зоне связаны с изменением погодных условий и согласуются с динамикой активности камбия. Повышение температуры воздуха при достаточной влагообеспеченности положительно влияет на рост растяжением, равно как и на митотическую активность камбиальных инициалей. В свою очередь снижение температуры (рис. 1, *в*) или уменьшение количества осадков (рис. 2, *в*) в июле тормозят процесс роста поверхности клеток.

Такое сходство воздействия факторов внешней среды на процессы производства клеток камбием и последующего их радиального расширения приводит к тому, что эти процессы считают иногда взаимосвязанными, заключая, как это делает D. S. Skene (1972), что ширина годичного кольца коррелирует со скоростью производства клеток. При этом не учитывается, что величина годичного прироста может быть разной при одинаковом числе клеток за счет различия в их размерах или, наоборот, одинаковой как за счет разных размеров клеток, так и их числа.

Скорость развития в зоне вторичного утолщения в 1979 г. имела явно выраженный максимум — конец июня (см. таблицу). Сочетание высокой температуры воздуха и еще достаточного количества влаги в почве способствует усиленному образованию фотоассимилятов и на этой субстратной основе — компонентов вторичной клеточной стенки. Конец июня являлся, таким образом, наиболее активным для всех сторон общего процесса формирования годичного прироста древесины в сезоне 1979 г.

В вегетацию 1980 г. период максимальной активности камбия и роста клетки растяжением не был благоприятным для развития вторичной оболочки (см. таблицу), поскольку из-за засушливых условий июня, вероятно, возникала конкуренция за фотоассимиляты между процессами, обусловливающими образование древесины. В течение июня—июля скорость развития вторичной клеточной стенки трахеид была практически одинаковой и только после выпадения осадков в конце июля—начале августа увеличивалась.

Как и при развитии трахеид в стволах сосны обыкновенной (Антонова и др., 1983) и в побегах лиственницы (Антонова, Шебеко, 1981б), в период формирования ранних трахеид в стволах лиственницы сибирской скорость развития клеток в зоне роста растяжением превышает скорость развития в зоне вторичного утолщения. В период дифференциации поздних трахеид наблюдается обратная закономерность — скорость развития в зоне вторичного утолщения больше скорости роста растяжением.

Если сравнивать интенсивность развития в зонах (сезоны 1979 и 1980 гг.), то можно отметить, что в течение всего вегетационного периода 1980 г. дифференциация трахеид в связи с погодными условиями шла замедленными темпами.

Сопоставление данных (см. таблицу) показывает, что развитие трахеид в отдельных зонах дифференциации не связано прямо между собой и воздействие внешних факторов на метаболизм дерева по-разному отражается на развитии клеток в зонах. Наблюдения подтверждают сделанные ранее аналогичные выводы по развитию трахеид при формировании вторичной ксилемы в побегах лиственницы сибирской (Антонова, Шебеко, 1981б) и стволах сосны обыкновенной (Антонова и др., 1983).

Если рассмотреть данные по времени перехода клеток из одной зоны в другую (см. таблицу), то можно отметить некоторые особенности. Интенсивность перехода клеток соответствует общему состоянию ростовых процессов в наблюдаемый период. Так, в сезоне 1979 г. наиболее быстро такой переход осуществлялся в третьей декаде июня, т. е. в период наивысшей активности всех ростовых процессов. Переход клеток из камбиальной зоны в зону роста растяжением идет в общем более замедленно, чем из последней зоны в зону вторичного утолщения. Особенно замедляется встраивание клеток в зону радиального расширения в июле. Вероятно, в связи с этим число клеток в зоне начинает уменьшаться (в среднем 7.4±0.4 клетки 20 VI и 3.6±0.2 клетки 10 VII 1980 г.). Именно в июле проходил рост первичной клеточной стенки поздних трахеид формирующегося годичного слоя ксилемы. С появлением поздних трахеид в зоне вторичного утолщения (конец июля—начало августа) замедляется встраивание трахеальных элементов в зону зрелой древесины. Число клеток в зоне созревания в это время увеличивается (в среднем 9.5±0.9 клетки 30 VI и 5.5±±0.9 клетки 5 VIII 1980 г.). В конце сезона переход клеток в зону зрелой ксилемы усиливается, что связано с завершением всех ростовых процессов и ускоренным лизисом цитоплазмы.

Таким образом, соотношение времени встраивания (перехода) трахеальных элементов в зоны дифференциации определяет либо увеличение, либо уменьшение количества клеток в зоне, что, вероятно, влияет на конечные размеры ксилемных производных камбия.

ЛИТЕРАТУРА

Антонова Г. Ф., Шебеко В. В. Использование крезилового прочного фиолетового при изучении образования древесины. — Химия древесины, 1981а, № 4, с. 102—105. — *Антонова Г. Ф., Шебеко В. В.* Формирование ксилемы хвойных. II. Сезонная динамика процессов формирования годичного слоя древесины. — Лесоведение, 1981б, № 5, с 10—17. — *Антонова Г. Ф., Шебеко В. В., Малютина Е. С.* Сезонная динамика камбиальной активности и дифференциации трахеид в стволе сосны обыкновенной. — Химия древесины, 1983, № 1, с. 16—22. — *Еремин В. М.* Сравнительная анатомия коры сосновых: Автореф. дис. . . .д-ра биол. наук. Кишинев, 1984. 47 с. — *Лобжанидзе Э. Д.* Камбий и формирование годичных колец древесины. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1961. 159 с. — *Мелехова Т. А.* Формирование годичного кольца в связи с лесорастительными условиями. — В кн.: Тр. АЛТИ. Т. 14. Архангельск: Книжное изд-во, 1954, с. 123—138. — *Судачкова Н. Е.* Метаболизм хвойных и формирование древесины. Новосибирск: Наука, 1977. 230 с. — *Эриньш П. П.* Строение и свойства древесины как многокомпонентной полимерной системы. — Химия древесины, 1977, № 1, с. 8—25. — *Юревич С. И.* Зависимость деятельности камбия *Pinus mughus* Scop. от экологических факторов. — Укр. бот. журн., 1977, т. 34, № 1, с. 71—75. — *Bannan M. W.* The vascular cambium and radial growth in *Thuja occidentalis* L. — Canad. J. Bot., 1955, vol. 33, p. 113—138. — *Denne M. P.* Temperature and tracheid development in *Pinus sylvestris* seedlings. — J. Exp. Bot., 1971, vol. 22, N 71, p. 362—370. — *Denne M. P.* Effects of environmental change on wood production and wood structure in *Picea sitchensis* seedlings. — An. Bot., 1976, vol. 40, N 169, p. 1017—1028. — *Hepler P. K., Fosket D. E., Newcomb E. H.* Lignification during secondary wall formation in coleus, an electron microscopic study. — Amer.

J. Bot., 1970, vol. 57, N 1, p. 85—96. — *Kozlowski T. T.* Growth and development of trees. New York; London: Acad. Press, 1971, vol. 2. 514 p. — *Kutscha N. P.*, *Hyland F.*, *Schwarzmann J. M.* Certain seasonal changes in balsam fir cambium and its derivatives. — Wood Sci. Technol., 1975, vol. 9, N 3, p. 175—188. — *Larson P. R.* A physiological consideration of the springwood-summerwood transition in red pine. — Forest Sci., 1960, vol. 6, N 1, p. 110—122. — *Larson P. R.* The indirect effect of drought on tracheid diameter in red pine. — Forest Sci., 1963, vol. 9, N 1, p. 52—62. — *Larson P. R.* Some indirect effects of environment on wood formation. — In: The formation of wood in forest trees. New York; London: Acad. Press, 1964, p. 345—365. —*Larson P. R.* Effects of temperature on the growth and wood formation of ten *Pinus resinosa* sources. — Sylvae Genetica, 1967, Bd 16, Hf 2, S. 58—65. — *Luukkanen O.*, *Hallman E.*, *Hari P.* Photosynthesis and transpiration during water stress in two clones of Norway spruce. — In: Abstracts XII International botanical congress. Л.: Наука, 1975, с. 407. — *Mahmood A.* Cell grouping and primary wall generation in the cambial zone, xylem and phloem in *Pinus*. — Aust. J. Bot., 1968, vol. 1, N 2, p. 177—195. — *Mahmood A.* Number of initial cell division as a measure of activity in yearly cambial growth pattern in *Pinus*. — Pakistan J. Forestry, 1971, vol. 21, N 1, p. 27—42. — *Murmanis L.*, *Sachs I. B.* Seasonal development of secondary xylem in *Pinus strobus* L. — Wood Sci. Technol., 1969, vol. 3, N 3, p. 177—193. — *Newman I. C.* Pattern in meristems of vascular plants. I. Cell partition in living apices and in the cambial zone in relation to the concepts in initial cells and apical cells. — Phytomorphology, 1956, vol. 6, N 1, p. 1—19. — *Richardson S. D.* The external environment and tracheid size in conifers. — In: The formation of wood in forest trees. New York; London: Acad. Press, 1964, p. 367—388. — *Skene D. S.* The kinetics of tracheid development in *Tsuga canadensis* Carr. and its relation to tree vigour. — An. Bot., 1972, vol. 36, N 144, p. 179—184. — *Whitmore F. W.*, *Zahner R.* Development of xylem rings in stems of young pine trees. — Forest Sci., 1966, vol. 12, N 2, p. 198—210. — *Wilson B. F.* A model for cell production by the cambium of conifers. — In: The formation of wood in forest trees. New York; London: Acad. Press, 1964, p. 19—36. — *Wilson B. F.*, *Wodzicki T. J.*, *Zahner R.* Differentiation of cambial derivatives. Proposed terminology. — Forest Sci., 1966, vol. 12, N 4, p. 438—440. — *Wodzicki T. J.* Mechanism of xylem differentiation in *Pinus sylvestris* L. — J. Exp. Bot., 1971, vol. 22, N 72, p. 670—687. — *Zahner R.*, *Lotan J. E.*, *Bangham W. D.* Earlywood-latewood features of red pine grown under simulated drought and irrigation. — Forest Sci., 1964, vol. 10, N 3, p. 361—370.

Институт леса и древесины СО АН СССР,
Красноярск.

Получено 28 V 1987.

УДК 581.33 : 630.187

Бот. журн., т. 73, № 8

Т. А. Плющ

К ВОПРОСУ О ФУНКЦИЯХ СИНЕРГИД ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

T. A. PLYUSHCH. ON THE SYNERGID FUNCTIONS IN ANGIOSPERMS

Обсуждаются известные в литературе сведения о функции синергид, связанной с синтезом хемотропно-активных по отношению к пыльцевым трубкам веществ. На основании данных ультраструктуры синергид поддерживается предположение о том, что хемотропной активностью обладают липофильные вещества.

В зародышевом мешке покрытосеменных рядом с яйцеклеткой располагаются синергиды, которые, как предполагают, принимают активное участие в процессе оплодотворения яйцеклетки и центральной клетки. Они обеспечивают направленный рост пыльцевой трубки, синтезируя хемотропно-активные по отношению к пыльцевой трубке вещества; принимают пыльцевую трубку и, возможно, содействуют ее вскрытию; обеспечивают попадание спермиев в «щель», откуда они расходятся: один к яйцеклетке, другой к центральной клетке (Герасимова-Навашина, Коробова, 1959; Pluijm, 1964; Went, Linskens, 1967; Godineau, 1969; Went, 1970b; Berger, Erdelska, 1973; Newcomb, 1973; Mogensen, 1975, 1978b, 1981; Fougere-Rifot, 1975; Поддубная-Арнольди, 1976; Tilton, Mogensen, 1979; Wilms, 1981a, и др.). Настоящее сообщение посвящено выяснению природы хемотропно-активных по отношению к пыльцевой трубке веществ, возможно, синтезируемых в синергидах. В литературе известны три точки зрения по этому вопросу.

Согласно одному представлению, хемотропно-активными являются вещества белковой природы. Подтверждением этому служит тонкое строение синергид — у многих покрытосеменных в этих клетках значительно развит гранулярный цистерноидный эндоплазматический ретикулум (ГЦЭР), функционирование которого в специализированных клетках связано с синтезом секреторных белков. Например, было показано, что по мере развития синергид у *Calendula officinalis* в эндоплазматическом ретикулуме (ЭР) наблюдается увеличение электронной плотности энхилемы. При этом вещество такой же плотности обнаруживается в микропиле. Предполагают, что это, очевидно, протеинсодержащее вещество поступает в микропиле из цистерн ЭР и является хемотропно-активным (Плиско, 1977а, б).

Высказывается предположение, что хемотропной активностью обладают неорганические вещества. Так, в вакуолях синергид *Gossypium hirsutum* (Jensen, 1965) были обнаружены зольные вещества, вероятно, соли Ca^{++}, которым приписываются свойства хемотропной активности. Освобождение этих веществ из вакуолей осуществляется в дегенерирующей синергиде в результате изменения проницаемости тонопласта.

В соответствии с третьей точкой зрения хемотропно-активные вещества относятся к липидам (Fougere-Rifot, 1975). Синтез этих веществ происходит при дегенерации одной из синергид перед проникновением в нее пыльцевой трубки. Липидные вещества аккумулируются в оболочках митохондрий, пластид, ядра.

Попытаемся кратко обсудить каждую из указанных точек зрения, полагая, что положение о синтезе в синергидах хемотропно-активных веществ верно и природа хемотропно-активных веществ, образующихся в синергидах, однотипна у всех цветковых. Известно также мнение, согласно которому хемотропно-активные по отношению к пыльцевым трубкам вещества у разных растений могут быть различными и, возможно, они различаются даже внутри разных частей одного растения (Rosen, 1961; Maskarenhas, 1973, цит. по: Rosen, 1975).

Следуя первой точке зрения, можно предположить, что значительное развитие ГЦЭР, наблюдаемое в синергидах многих покрытосеменных (Jensen, 1965; Schulz, Jensen, 1968; Rifot, 1971; Vijayaraghavan et al., 1972; Newcomb, 1973; Vannereau, 1978; Dumas, 1978; Mogensen, 1978a; Mogensen, Suthar, 1979; Tilton, Mogensen, 1979; Wilms, 1981a), в определенной мере связано с синтезом в этих клетках хемотропно-активных веществ белковой природы, а присутствие в них многих активных диктиосом, нитчатого аппарата — с секрецией этих веществ. Однако интенсивное развитие ГЦЭР, хотя и характерно для синергид многих видов, тем не менее известны растения, у которых оно не наблюдается.

При исследовании ультраструктуры зародышевого мешка *Peperomia blanda* H. B. et K., *Crepis tectorum* L., *Oenothera biennis* L., *Nicotiana rustica* L., *Lilium regale* Wils., *L. candidum* L., *Calanthe vestita* Lindl., *Gagea lutea* (L.) Ker.-Gawl. (материал фиксировали ГА-OsO_4) присутствие многих цистерн ЭР было отмечено в синергидах *C. vestita* (табл. I, *1*), *N. rustica*, *O. biennis*, для синергид *C. tectorum* характерна пролиферация трубчатого ЭР (табл. I, *2*), а в синергидах *P. blanda*, *G. lutea*, *L. regale*, *L. candidum* ЭР как цистерноидный, так и трубчатый, слабо развит (табл. I, *3—5*). У последних трех видов его элементы встречаются в цитоплазме крайне редко, как и элементы аппарата Гольджи. У *P. blanda* на начальных этапах развития клеток яйцевого аппарата цистерны ЭР малочисленны, в процессе развития клеток происходит редукция ЭР и перед оплодотворением цистерны ЭР практически не выявляются. Цитоплазма клеток яйцевого аппарата *P. blanda*, *L. regale*, *L. candidum* составлена преимущественно митохондриями и пластидами, у *G. lutea* основной компонент цитоплазмы — митохондрии; клетки яйцевого аппарата этих растений морфологически слабо дифференцированы. То, что развитие ГЦЭР характерно для синергид многих, но не всех видов, вызывает сомнение в том, что хемотропно-активными веществами, синтезируемыми в синергидах, являются белки. Как уже отмечалось, мы придерживаемся точки зрения, что хемотропно-активные по отношению к пыльцевой трубке вещества, синтезируемые в синергидах, у всех видов являются однотипными.

В этой связи обращает на себя внимание то, что авторы двух других обсуждаемых гипотез связывают образование в синергидах хемотропно-активных веществ с дегенерацией одной синергиды. Это явление отмечено почти у всех исследованных видов. Дегенерацию синергиды наблюдали у *Torenia fournieri* (Pluijm, 1964), *Linum usitatissimum* (Vazart, Vazart, 1965; Vazart, 1971), *Gossypium hirsutum* (Jensen, Fisher, 1968), *Zea mays* (Diboll, 1968; Чеботарь, 1972; Lammeren, 1981), *Epidendrum scutella* (Cocucci, Jensen, 1969; *Hordeum vulgare* (Cass, Jensen, 1970; Cass, 1981), *Paspalum orbiculare* (Chao, 1971), *Quercus gambelii* (Mogensen, 1972), *Stipa elmeri* (Maze, Lin, 1975), *Calendula officinalis* (Плиско, 1977а), *Conium maculatum* (Dumas, 1978), *Nicotiana tabacum* (Mogensen, Suthar, 1979), *Agave parryi* (Tilton, Mogensen, 1979), *Spinacia oleracea* (Wilms, 1981b), мы наблюдали ее у *C. tectorum*, *G. lutea*, *P. blanda*, *N. rustica* (табл. II, *1—4*), *O. biennis*, *L. candidum*, *C. vestita*. Дегенерация синергиды не отмечена у *Capsella bursa-pastoris* (Schulz, Jensen, 1968), *Petunia hybrida* (Went, 1970a).

Дегенерация синергиды не только предшествует вхождению пыльцевой трубки в зародышевый мешок, но, что особенно характерно, пыльцевая трубка постоянно входит именно в дегенерирующую синергиду. Практически для всех исследованных видов сочетание этих явлений (предшествующая дегенерация синергиды и вхождение в нее пыльцевой трубки) обязательно. Известны случаи, когда: 1) из двух пыльцевых трубок, вошедших в семяпочку, одна пыльцевая трубка входила в дегенерирующую синергиду, в то время как другая, располагаясь вблизи интактной синергиды, не проникала в нее (Mogensen, 1978b); 2) наблюдали пыльцевую трубку, рост которой прекращался перед зародышевым мешком с двумя интактными синергидами (Mogensen, 1978b); 3) пыльцевая трубка входила в интактную синергиду, затем направлялась в дегенерировавшую и в нее изливала свое содержимое (Jensen, Fisher, 1968).

То, что пыльцевая трубка входит именно в дегенерирующую синергиду, трудно объяснить, если считать, что хемотропно-активными веществами являются белки, которые синтезируются и секретируются обеими синергидами, так как в этом случае следует ожидать проникновения пыльцевой трубки в любую из двух синергид и предпочтительно в интактную (концентрация белковых веществ в интактной синергиде, по всей видимости, выше, чем в дегенерирующей синергиде и микропиле). Вхождение пыльцевой трубки в дегенерирующую синергиду в определенной мере может быть связано с тем, что именно в этой синергиде локализованы хемотропно-активные по отношению к пыльцевой трубке вещества.

Авторы двух точек зрения, как уже указывалось, полагают, что хемотропноактивные вещества образуются или начинают функционировать при дегенерации синергиды. W. A. Jensen (1965) высказал мнение о том, что при сжатии протопласта из вакуоли дегенерирующей синергиды диффундируют ионы, прежде всего ионы Ca^{++}, который является хемотропно-активным по отношению к пыльцевой трубке. Jensen основывался на представлениях J. P. Maskarenhas, L. Machlis (1962) о том, что Ca^{++} — универсальный хемотропный агент для пыльцевых трубок покрытосеменных. У *Antirrhinum majus* эти авторы обнаружили в системе рыльце—столбик—завязь градиент Ca^{++} с максимальным содержанием солей в завязи. J. L. Brewbaker, B. H. Kwack (1963), исследуя действие разнообразных веществ на рост пыльцевых трубок 86 видов растений, пришли к выводу, что единственным элементом, который оказывает значительное стимулирующее действие на рост пыльцевых трубок, является Ca^{++}. Однако в своей работе они также указывают, что Ca^{++} в равной мере стимулирует рост пыльцевых трубок и корней. Позднее было обнаружено, что по отношению к пыльцевым трубкам некоторых растений Ca^{++} не проявляет хемотропно-активного действия (цит. по: Rosen, 1975). Сейчас признано, что в определенных концентрациях Ca^{++} необходим для нормального роста пыльцевой трубки (Reiss, Herth, 1979, 1982; Picton, Steer, 1982, 1983). Однако, как справедливо замечает W. G. Rosen (1975), действие химических элементов, стимулирующих рост пыльцевой трубки, не может быть однозначным их способности к хемотропной ориентации ее роста. Поэтому, учитывая огромную роль Ca^{++} в биологических процессах, в том числе в процессах транспорта через мембраны, вероятно, следует считать, что предположение о функционировании в синергидах в качестве хемотропно-активного по отношению к пыльцевым трубкам вещества ионов Ca^{++} требует дополнительных исследований.

Наконец, обратимся к последней гипотезе, но прежде отметим, что при дегенерации синергиды происходит ряд событий: увеличивается плотность гиалоплазмы клетки; заметно возрастает число рибосом, что, вероятно, связано с сжатием протопласта; в оболочках митохондрий, пластид и ядра накапливаются осмиофильные глобулы. По всей видимости, самым характерным признаком дегенерации синергид следует признать аккумуляцию в оболочках органелл осмиофильных веществ. Этот признак одновременно и наиболее наглядный (табл. II, *1—4*). Важно отметить, что в пыльцевой трубке, вошедшей в зародышевый мешок, в оболочках митохондрий и пластид также присутствуют осмиофильные глобулы (табл. II, *5*). Как правило, осмиофильные глобулы наблюдаются в вскрывшейся пыльцевой трубке, однако можно предположить, что процесс их аккумуляции инициируется до проникновения пыльцевой трубки в дегенерирующую синергиду. H. L. Mogensen (1978b) наблюдал накопление осмиофильных глобул в оболочках митохондрий и пластид пыльцевой трубки до ее контакта с дегенерирующей синергидой. Большая выраженность этого процесса в кончике пыльцевой трубки заставила его предположить, что индуцирующий фактор дегенерации пыльцевой трубки исходит из дегенерирующей синергиды и, таким образом, явление цитоплазматической дегенерации синергиды и пыльцевой трубки, по-видимому, есть результат сложного взаимодействия между этими двумя структурами. Отметим, что у *Gossypium hirsutum* (Jensen et al., 1977) наблюдали дегенерацию синергиды в неопыленных цветках.

Согласно мнению M. Fougere-Rifot (1975), осмиофильные вещества, накапливающиеся в оболочках органелл, имеют липидную природу, они секретируются из клетки и являются хемотропно-активными по отношению к пыльцевой трубке. Поскольку аналогичное отложение осмиофильных глобул наблюдается в оболочках митохондрий, пластид, ядра терпеноидогенных клеток *Heracleum* sp., *Torilis japonica* (Васильев, 1977), можно предположить, что в синергиде эти вещества также относятся к терпеноидам. Терпеноиды по своему химическому составу близки к стероидам — половым гормонам животных. Известны данные о том, что стероиды стимулируют прорастание пыльцы у *Chrysanthemum* (Matsubara, 1971), а относящиеся к терпеноидам — гиббереловая кислота — у *Lilium*, каротиноиды — у *Cyclamen*; стероиды привлекают подвижные клетки миксамебы Dictyostelium, алкалоиды индуцируют агрегацию у Acytostelium (цит. по: Rosen, 1961). Образование стероидных гормонов предполагается также у стигматоидных клеток лилии (Васильев, 1970), обладающих хемотропной по отношению к пыльцевой трубке активностью (Welk et al., 1965).

Таким образом, мы склонны согласиться с тем мнением, что осмиофильные вещества, накапливающиеся в оболочках органелл дегенерирующей синергиды, являются хемотропно-активными по отношению к пыльцевым трубкам, и добавить, что эти вещества, по всей видимости, не выводятся из клетки. Наличие в синергидах многих растений интенсивного ЭР, активного аппарата Гольджи, нитчатого аппарата, характерного для передаточных клеток, вероятно, связано с иными функциями синергид, а не секрецией хемотропно-активных веществ, тем более что нитчатый аппарат, как и развитый ЭР, характерен не для всех видов (некоторые авторы предположение о хемотропной активности синергид основывали на присутствии в этих клетках нитчатого аппарата).

Об отсутствии секреции хемотропно-активных веществ из синергид, вероятно, может свидетельствовать такой факт, как наличие у цветковых различной топографии клеток яйцевого аппарата. Известны виды (из исследованных нами — *C. tectorum*, *N. rustica*, *C. vestita*, *O. biennis*), у которых синергиды занимают микропилярный выступ зародышевого мешка и располагаются на пути следования пыльцевой трубки, механически предотвращая ее попадание в яйцеклетку, основание которой располагается ниже основания синергид. Однако известны и виды (из исследованных нами — *P. blanda*, *L. regale*, *L. candidum*, *G. lutea*), как правило, со слабо дифференцированным яйцевым аппаратом, у которых базальный конец яйцеклетки занимает самое верхнее положение в зародышевом мешке и пыльцевая трубка для того, чтобы попасть в синергиду, огибает яйцеклетку. У таких видов наличие хемотропно-активных веществ в микропиле может в какой-то степени провоцировать ее вхождение в яйцеклетку, и, кроме того, у них неясен путь диффузии хемотропно-активных веществ из синергид в микропиле. По всей видимости, следует считать, что хемотропно-активные вещества не выводятся из синергиды.

В этом сообщении рассматриваются только данные, касающиеся природы хемотропно-активных по отношению к пыльцевой трубке веществ, локализованных в синергидах, и не учитываются многочисленные работы, посвященные вопросу стимуляции роста пыльцевых трубок и их хемотропизму: некоторые из них были опубликованы в прошлом веке (см. Rosen, 1961; Brewbaker, Kwack, 1963; Keularts, Linskens, 1968; Голубинский, 1974; Iwanami, 1980); не обсуждается здесь возможный механизм действия хемотропного фактора (Rosen, 1961, 1975).

По изложенной теме можно сделать следующие выводы.

1. Одной из предпосылок дегенерации синергиды является образование в ней хемотропно-активных по отношению к пыльцевой трубке веществ (дегенерация синергиды может быть также связана с иными процессами).

2. Хемотропно-активные вещества, по всей видимости, локализованы в синергиде и не секретируются из клетки.

3. Хемотропно-активные вещества аккумулируются в межмембранном пространстве оболочек митохондрий, пластид и ядра и представляют собой липофильные вещества.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев А. Е. Ультраструктура стигматоидных клеток *Lilium*. — Физиология растений, 1970, т. 17, № 6, с. 1240—1248. — *Васильев А. Е.* Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л.: Наука, 1977. 208 с. — *Герасимова-Навашина Е. Н.*, *Коробова С. Н.* О роли синергид в процессе оплодотворения. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1959, т. 64, вып. 5, с. 69—76. — *Голубинский И. Н.* Биология проращивания пыльцы. Киев: Наук. думка, 1974. 367 с. — *Плиско М. А.* Ультраструктура синергид у *Calendula officinalis* L. в начальный период их развития (до вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок). — Бот. журн., 1977а, т. 62, № 2, с. 161—172. — *Плиско М. А.* Ультраструктура синергид в семязачатках *Calendula officinalis* (*Asteraceae*) после вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок. — Бот. журн., 1977б, т. 62, № 11, с. 1612—1619. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 507 с. — *Чеботарь А. А.* Эмбриология кукурузы. Кишинев: Штиинца, 1972. 383 с. — *Berger C.*, *Erdelska O.* Ultrastructural aspects of the embryo sac of *Jasione montana* L.: cell wall. — Caryologia, 1973, vol. 25, suppl., p. 109—120. — *Brewbaker J. L.*, *Kwack B. H.* The essential role of Calcium ion in pollen germination and pollen tube growth. — Amer. J. Bot., 1963, vol. 50, N 9, p. 859—865. — *Cass D. D.* Structural relationships among central cell and egg apparatus

cells of barley as related to transmission of male gametes. — Acta Soc. Bot. Polon., 1981, vol. 50, N 1—2, p. 177—180. — *Cass D. D.*, *Jensen W. A.* Fertilization in barley. — Amer. J. Bot., 1970, vol. 57, N 1, p. 62—70. — *Chao C.-Y.* A periodic acid Schiff's substance related to the directional growth of pollen tube into embryo sac in *Paspalum* ovules. — Amer. J. Bot., 1971, vol. 58, N 7, p. 649—654. — *Cocucci A. E.*, *Jensen W. A.* Orchid embryology: megagametophyte of *Epidendrum scutella* following fertilization. — Amer. J. Bot., 1969, vol. 56, N 6, p. 629—640. — *Diboll A. G.* Fine structure development of the megagametophyte of *Zea mays* following fertilization. — Amer. J. Bot., 1968, vol. 55, N 7, p. 797—806. — *Dumas A.* Le développment du sac embryonnaire de *Conium maculatum* L. et les phénomènes sécrétoires au moment de la fécondation. — Bul. Soc. Bot. Fr., 1978, t. 125, N 1—2, p. 193—199. — *Fougere-Rifot M.* L'edification de l'appareil filiforme et l'évolution cytoplasmique des synergides du sac embryonnaire d'*Aquilegia vulgaris.* — C. R. Acad. Sci. Paris, 1975, t. 280D, N 21, p. 2445—2447. — *Godineau J. C.* Ultrastructure des synergides chez quelques Composées. — Rev. Cytol. Biol. Veg., 1969, t. 32, fasc. 3—4, p. 209—226. — *Iwanami J.* Stimulation of pollen tube growth in vitro by dicarboxylic acids. — Protoplasma, 1980, vol. 102, p. 111—115. — *Jensen W. A.* The ultrastructure and histochemistry of the synergids of cotton. — Amer. J. Bot., 1965, vol. 52, N 3, p. 238—256. — *Jensen W. A.*, *Fisher D. B.* Cotton embryogenesis: the entrance and discharge of the pollen tube in the embryo sac. — Planta, 1968, vol. 78, N 2, p. 158—183. — *Jensen W. A.*, *Schulz P.*, *Ashton M. E.* An ultrastructural study of early endosperm development and synergid changes in unfertilized cotton ovules. — Planta, 1977, vol. 133, N 2, p. 179—189. — *Keularts J. L. M.*, *Linskens H. F.* Influence of fatty acids on *Petunia* pollen grains. — Acta Bot. Neerl., 1968, vol. 17, N 4, p. 267—272. — *Lammeren A. A. M.* Early events during embryogenesis in *Zea mays* L. — Acta Soc. Bot. Polon., 1981, vol. 50, N 1—2, p. 289—290. — *Maskarenhas J. P.*, *Machlis L.* Chemotropic response of *Antirrhinum majus* pollen to calcium. — Nature, 1962, vol. 196, N 4851, p. 106—107. — *Matsubara S.* Effects of steroids on pollen germination. — In: Pollen: development and physiology. London, 1971, p. 186—189. — *Maze J.*, *Lin S.-C.* A study of the mature megagametophyte of *Stipa elmeri.* — Can. J. Bot., 1975, vol. 53, N 24, p. 2958—2977. — *Mogensen H. L.* Fine structure and composition of the egg apparatus before and after fertilization in *Quercus gambelii*: the functional ovule. — Amer. J. Bot., 1972, vol. 59, N 9, p. 931—941. — *Mogensen H. L.* Fine structure of the unfertilized abortive egg apparatus in *Quercus gambelii.* — Phytomorphology, 1975, vol. 25, N 1, p. 19—30. — *Mogensen H. L.* Synergids of *Proboscidea louisianica* (*Martineaceae*) before fertilization. — Phytomorphology, 1978a, vol. 28, N 1, p. 114—122. — *Mogensen H. L.* Pollen tube — synergid interactions in *Proboscidea louisianica* (*Martineaceae*). — Amer. J. Bot., 1978b, vol. 65, N 9, p. 953—964. — *Mogensen H. L.* Ultrastructural localization of adenosine triphosphatase in the ovules of *Saintpaulia ionantha* (*Gesneriaceae*) and its relation to synergid function and embryo sac nutrition. — Amer. J. Bot., 1981, vol. 68, N 2, p. 183—194. — *Mogensen H. L.*, *Suthar H. K.* Ultrastructure of the egg apparatus of *Nicotiana tabacum* (*Solanaceae*) before and after fertilization. — Bot. Gaz., 1979, vol. 140, N 2, p. 168—179. — *Newcomb W.* The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* before fertilization. — Can. J. Bot., 1973, vol. 51, N 5, p. 863—878. — *Picton J. M.*, *Steer M. W.* A model for the mechanism of the extension in pollen tubes. — J. Theor. Biol., 1982, vol. 98, N 1, p. 15—20. — *Picton J. M.*, *Steer M. W.* Evidence for the role of Ca^{++} ions in tip extension in pollen tubes. — Protoplasma, 1983, vol. 115, N 1, p. 11—17. — *Pluijm J. E.* An electron microscopic investigation of the filiform apparatus in the embryo sac of *Torenia fournieri.* — In: Linskens H. F. (ed.). Pollen physiology and fertilization. Amsterdam, 1964, p. 8—16. — *Reiss H. D.*, *Herth W.* Calcium ionophore A 23187 affects localized wall secretion in the tip region of pollen tubes of *Lilium longiflorum.* — Planta, 1979, vol. 145, N 3, p. 225—232. — *Reiss H. D.*, *Herth W.* Disoriented growth of pollen tubes of *Lilium longiflorum* Thunb. induced by prolonged treatment with the calcium-chelating antibiotic, chlorotetracycline. — Planta, 1982, vol. 156, N 3, p. 218—225. — *Rifot M.* L'evolution ultrastructurale des parois en rapport avec les transformations ontogeniques du gametophyte femelle chez *Aguilegia vulgaris* L. — An. Univ. A. R. E. R. S. (Reims), 1971, t. 9, fasc. 1, p. 66—72. — *Rosen W. G.* Studies on pollen tube chemotropism. — Amer. J. Bot., 1961, vol. 48, N 10, p. 889—895. — *Rosen W. G.* Pollen-pistil interactions. — In: Duckett J. G., Racey P. A. (ed.). The biology of the male gamete. London: Acad. Press, 1975, p. 153—164. — *Schulz S. R.*, *Jensen W. A.* Capsella embryogenesis: the synergids before and after fertilization. — Amer. J. Bot., 1968, vol. 55, N 5, p. 541—552. — *Tilton V. R.*, *Mogensen H. L.* Ultrastructural aspects of the ovule of *Agave parryi* before fertilization. — Phytomorphology, 1979, vol. 29, N 3—4, p. 338—350. — *Vannereau A.* Etude ultrastructurale du complexe micropylaire du sac embryonnaire adulte de *Plantago lanceolata* L. — Bul. Soc. Bot. Fr., 1978, t. 125, N 1—2, p. 201—205. — *Vazart J.* Dégénerescence d'une synergide et pénétration du tube pollinique dans le sac embryonnaire de *Linum usitatissimum* L. — An. Univ. A. R. E. R. S. (Reims), 1971, t. 9, fasc. 1, p. 89—97. — *Vazart B.*, *Vazart J.* Infrastructure de l'ovule de lin, *Linum usitatissimum* L. Les cellules du sac embryonnaire. — C. R. Acad. Sci. Paris, 1965, t. 261D, N 17, p. 3447—3450. — *Vijayaraghavan M. R.*, *Jensen W. A.*, *Ashton M. E.* Synergids of *Aquilegia formosa* — their histochemistry and ultrastructure. — Phytomorphology, 1972, vol. 22, p. 144—159. — *Welk S. M.*, *Millington W. F.*, *Rosen W. G.* Chemotropic activity and the pathway of the pollen tube in lily. — Amer. J. Bot., 1965, vol. 52, N 8, p. 774—781. — *Went J. L. van.* The ultra-

structure of the synergids of *Petunia*. — Acta. Bot. Neerl., 1970a, vol. 19, N 2, p. 121—132. — *Went J. L. van*. The ultrastructure of the fertilized embryo sac of *Petunia*. — Acta Bot. Neerl., 1970b, vol. 19, N 4, p. 468—480. — *Went J. L. van*, *Linskens H. F.* Die Entwicklung des sogenannten «Fadenapparates» im Embryosack von *Petunia hybrida*. — Genet. Breeding Res., 1967, Bd 37, N 1, S. 51—56. — *Wilms H. J.* Ultrastructure of the developing embryo sac of spinach. — Acta Bot. Neerl., 1981a, vol. 30, N 1—2, p. 75—99. — *Wilms H. J.* Pollen tube penetration and fertilization in spinach. — Acta Bot. Neerl., 1981b, vol. 30, N 1—2, p. 101—122.

Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 17 X 1986.

УДК 581.132 : 582.475

Бот. журн., т., 73, № 8

К. Ф. Старостина

ФОТОСИНТЕЗ ВСХОДОВ *PICEA ABIES* (*PINACEAE*) В ЕЛЬНИКЕ КИСЛИЧНО-ЩИТОВНИКОВОМ

K. F. STAROSTINA. PHOTOSYNTHESIS OF *PICEA ABIES* (*PINACEAE*) SEEDLINGS IN PICEETUM FOREST

Рассматриваются дневной ход, интенсивность и продуктивность фотосинтеза всходов ели в различных синузиях лесных трав в ельнике кислично-щитовниковом. Установлено, что фотосинтез всходов ели во всех синузиях трав в значительной степени подавлен. Дневная продуктивность фотосинтеза изменяется от —1.9 до 6.6 мг CO_2/г сыр. массы, в то время как в контроле вне полога трав она составляет 12.2 мг. Снижение фотосинтеза в первую очередь связано со световым режимом под пологом отдельных синузий.

Коренные лесные сообщества характеризуются определенной стабильностью и плотностью видового состава, особенностью внутри- и межвидовых отношений, а также способностью популяций к выживанию в условиях конкуренции. На начальных стадиях развития такого эдификатора, каким является ель, ее молодые поколения попадают в очень сложные условия конкуренции со стороны как материнского яруса, так и растений нижних ярусов, представленных видами, обладающими иногда очень высокой конкурентной способностью (Морозов, 1905; Сукачев, 1934; Ткаченко, 1939; Воронова, 1959; Ли Уэнь-хуа, Сюй Чжэнь-бан, 1961; Карпов, 1969; Старостина, 1973).

В связи с этим определенный интерес представляет изучение внутриценозных механизмов, ответственных за стабилизацию и регуляцию численности всходов ели, которые вместе с травами используют одни и те же материально-энергетические ресурсы экотопа.

В настоящей работе сделана попытка проследить, как влияют доминирующие популяции трав на интенсивность и продуктивность фотосинтеза всходов ели. В этом плане газообмен ели практически не изучен, между тем данные о зависимости газообмена от условий произрастания в разных синузиях нижних ярусов нужны в связи с вопросами воспроизводства основного эдификатора в сообществах ели. В отношении трав (*Oxalis acetosella*) подобная попытка была предпринята. Оказалось, что в зависимости от синузиальной структуры нижних ярусов лесных сообществ изменяются функциональные характеристики ассимиляционного аппарата трав, причем изменения фотосинтеза листьев *O. acetosella* имеют довольно выраженный сезонный характер и тесно связаны с перестройкой взаимосвязей между ценопопуляциями в этих синузиях (Старостина, 1981). В период активной летней вегетации в кислично-щитовниковой синузии ассимиляционный процесс у *O. acetosella* в сильной степени подавлен по сравнению с фотосинтезом этого вида в других синузиях трав, например в таежно-мелкотравной. Таким образом, становится очевидным то, что щитовник австрийский *Dryopteris austriaca* является в этом типе леса мощным конкурентом для популяций других видов растений.

Объекты и методика

Работа представляет собой часть комплексных исследований сообществ еловых лесов, которые осуществлялись на территории Центральнолесного государственного заповедника (Калининская обл.).

Эти исследования проведены в ельнике кислично-щитовниковом Piceetum oxalidoso-dryopteridosum, подробное описание которого дано в предшествующих публикациях (Старостина, 1981, 1985). Отметим только, что наибольшая площадь здесь занята кислично-щитовниковой синузией и в значительно меньшей мере таежно-мелкотравной с доминированием кислицы.

Интенсивность видимого фотосинтеза всходов ели определялась на газоанализаторе ОА 5501 с разрешающей способностью по CO_2 до 0.0001 % (Катрушенко, 1976а). Освещенность измерялась люксметром Ю-16, фотоэлемент которого был снабжен светонепроницаемой шторкой с дистанционным управлением. Шторка открывалась лишь во время измерения освещенности, что позволяло избегать светоутомления фотоэлемента. Температуру хвои в экспозиционной камере определяли микроэлектротермометром АФНИИ. При изучении дневного хода фотосинтеза регистрация показаний осуществлялась непрерывно в течение дня с интервалом в 2 мин. Расчет фотосинтеза производился на сырую массу хвои и выражался в мг CO_2/г·ч. Дневная продуктивность фотосинтеза вычислялась за период времени с 9 до 19 ч.

В таежно-мелкотравной, а точнее кисличной синузии фотосинтез у всходов ели определялся в двух вариантах в зависимости от плотности популяции кислицы: с обычным средним проективным покрытием почвы, характерным для данного типа леса (70—75 %), и в очень сомкнутых травостоях кислицы (проективное покрытие почвы выше 95 %). Для удобства сопоставления интенсивности и продуктивности фотосинтеза всходов ели в разных синузиях дневной ход фотосинтеза для каждого конкретного дня проводился параллельно в синузии трав и в контроле, которым служили площадки, расположенные поблизости, но вне покрова трав. В работе использованы всходы ели полуторамесячного возраста.

Результаты исследования и их обсуждение

Анализ дневного хода фотосинтеза однолетних всходов ели показал, что ассимиляционный процесс протекает с неодинаковой интенсивностью в синузиях разных трав. Наибольшая активность фотосинтеза всегда отмечалась в контроле вне полога трав (см. таблицу; рис. 1—4).

Интенсивность и продуктивность фотосинтеза всходов ели
в различных синузиях трав

Отдельные показатели фотосинтеза	Кислично-щитовниковая синузия	Контроль	Кисличная синузия с проективным покрытием 70—75 %	Контроль	Кисличная синузия с проективным покрытием выше 95 %	Контроль
Интенсивность фотосинтеза, $\frac{мг\ CO_2/г\cdot ч}{\%\ от\ контроля}$	$\frac{-0.19}{-16}$	$\frac{1.13}{100}$	$\frac{0.66}{52}$	$\frac{1.26}{100}$	$\frac{0.37}{30}$	$\frac{1.23}{100}$
Дневная продуктивность фотосинтеза, мг CO_2/г	—1.9	11.4	6.6	12.6	3.7	12.3

В кисличной синузии с покрытием 70—75 % ассимиляционный процесс у всходов ели в значительной мере подавлен и составляет половину от интен-

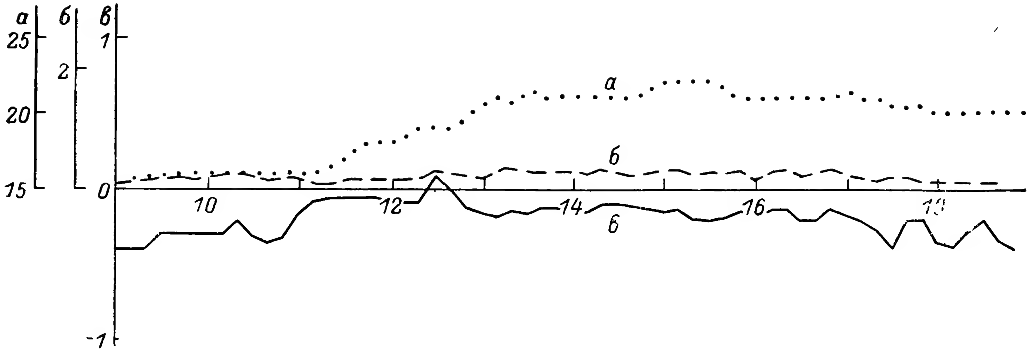


Рис. 1. Дневной ход фотосинтеза всходов *Picea abies* в кислично-щитовниковой синузии, 27 07.1984.

По оси абсцисс — время суток, ч; по оси ординат: *а* — температура, °С; *б* — освещенность, клк; *в* — интенсивность фотосинтеза, мг CO_2/г сыр. массы·ч.

сивности фотосинтеза всходов контрольного варианта, где средняя освещенность для данного типа леса равняется 6 % от освещенности открытого места. В этой же синузии, но с более сомкнутым покровом кислицы, где проективное покрытие надземными органами трав составляет более 95 % и имеет место значительное перекрытие листьев, процесс ассимиляции осуществляется еще слабее и достигает всего 30 % фотосинтеза всходов ели контрольного варианта. Такая же зависимость наблюдается и в отношении дневной продуктивности фотосинтеза всходов.

В кислично-щитовниковой синузии дневная продуктивность фотосинтеза всходов ели имеет отрицательное значение. Даже в полуденные часы положительный фотосинтез, как правило, не прослеживался, наблюдалось только дыхание. Дневная продуктивность фотосинтеза имела отрицательное значение,

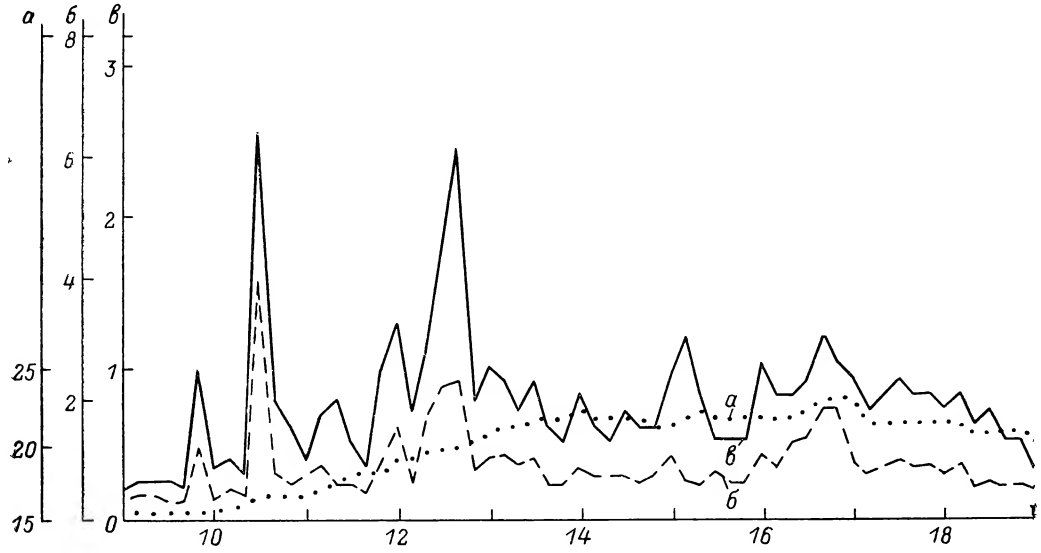


Рис. 2. Дневной ход фотосинтеза всходов *Picea abies* в кисличной синузии (проективное покрытие 70—75 %), 29.07.1984.

Здесь и на рис. 3, 4 обозначения те же, что и на рис. 1.

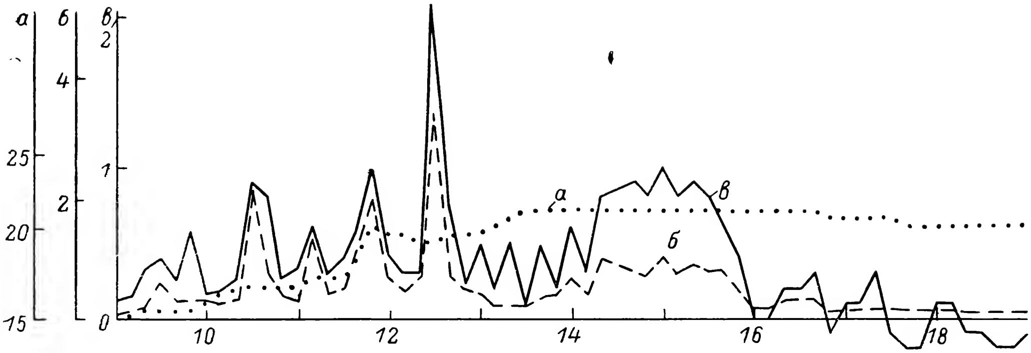


Рис. 3. Дневной ход фотосинтеза всходов *Picea abies* в кисличной синузии (проективное покрытие выше 95 %), 28.07.1984.

т. е. никаких накоплений органических веществ у всходов ели не происходило, наблюдались лишь затраты на дыхание. На рис. 1, отражающем один из дневных ходов фотосинтеза всходов ели в кислично-щитовниковой синузии, положительный фотосинтез зарегистрирован всего один раз и то с очень низким значением (0.15 мг). Температурные условия во время наблюдений в целом благоприятствовали ассимиляционному процессу, поскольку температура лишь незначительно превышала оптимальные значения для фотосинтеза ели (Катрушенко, 1976б).

Отсутствие фотосинтеза у всходов ели в этой синузии, по всей вероятности, связано с малой освещенностью под пологом щитовника австрийского (1—1.5 % от освещенности открытого места, что ниже компенсационного пункта ели, составляющего 1.7—2 % (Tranquillini, 1960)). Совершенно очевидно, что при такой низкой обеспеченности лучистой энергией всходы ели не в состоянии сводить положительный баланс органических веществ, что в итоге приводит их к массовой гибели в этой синузии. Такое состояние углекислотного газообмена

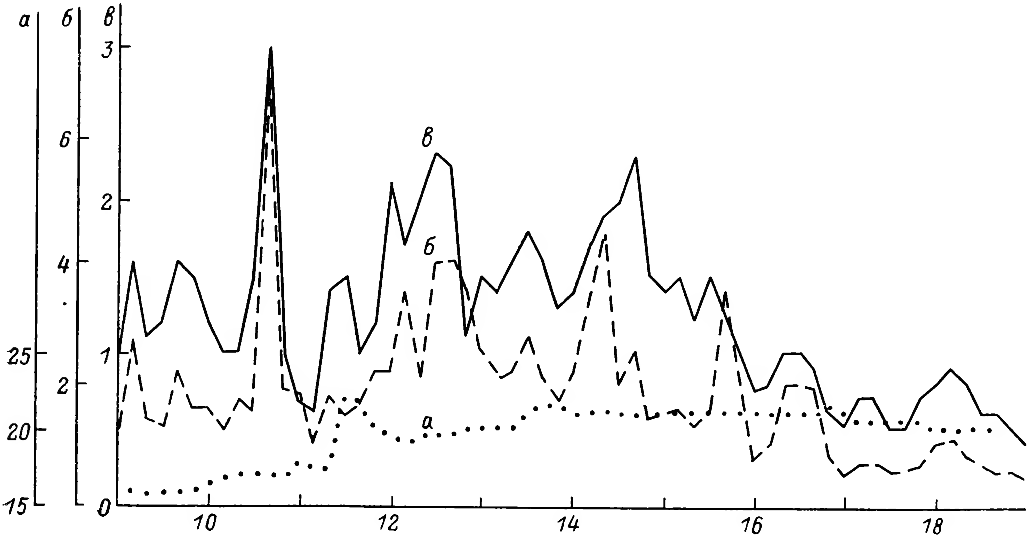


Рис. 4. Дневной ход фотосинтеза всходов *Picea abies* вне полога трав (контроль), 28.07.1984.

всходов ели в данной синузии ельника кислично-щитовникового дает основание считать, что появившиеся здесь всходы ели в первый год жизни существуют лишь за счет запасов, находящихся в семенах. Но даже небольшое повышение интенсивности освещенности (до 2—2.5 %), какое наблюдается в сомкнутых синузиях кислицы, приводит к хотя и невысокому (0.37 мг CO_2 г·ч), но положительному фотосинтезу всходов ели (рис. 3; см. таблицу).

В таежно-мелкотравной синузии со средним проективным покрытием почвы надземными частями растений 70—75 %, характерным для данного типа леса, где освещенность составляет 3.5—4.0 % от освещенности открытого места, интенсивность и продуктивность фотосинтеза всходов ели равняется уже половине соответствующих величин всходов ели, развивавшихся под материнским пологом, но на которые не оказывали влияния растения травяно-кустарничкового яруса (контрольный вариант).

Как показали наши предшествующие исследования, всходы ели появляются везде независимо от синузиальной структуры (Старостина, 1973), но в дальнейшем развиваются неодинаково. У всходов ели из разных синузий трав интенсивность и продуктивность фотосинтеза всегда ниже, чем у всходов, которые находились вне полога трав и кустарничков. Ассимиляционный процесс всходов ели зависит от состава, плотности и структуры тех синузий, в которых они появляются, а точнее от режима освещенности в этих синузиях.

Таким образом, в данном типе леса с относительно богатым почвенным фоном развитие молодых поколений ели в первый год жизни лимитируется главным образом условиями освещенности под пологом трав и кустарничков.

В связи с вышеизложенным трудно согласиться с некоторыми авторами, которые считают, что кислица способствует возобновительному процессу ели под пологом леса. Как показали наши данные, кислица так же, как и другие травы, вызывает снижение ассимиляционного процесса всходов ели. Однако степень отрицательного воздействия кислицы на интенсивность фотосинтеза всходов ели зависит от сомкнутости и степени проективного покрытия почвы надземными частями трав, определяющими интенсивность ФАР, проникающей сквозь верхние ярусы к растущим всходам ели. Разумеется, отрицательное влияние кислицы на всходы ели значительно меньше, чем крупных папоротников и вообще крупных трав, образующих сомкнутые синузии. К тому же всходы ели, оказавшиеся в более разреженных местах кисличной синузии и сохранившиеся в течение первых 3—4 лет, находятся уже вне ее полога. Они имеют более высокую жизнеспособность, так как ассимиляционный процесс осуществляется у них с более высокой интенсивностью, чем у сеянцев ели в сомкнутых синузиях высоких трав и кустарничков. Так, уровень плато фотосинтеза у 3—4-летних сеянцев ели достигает 4.6 мг CO_2/г·ч. Поэтому в отношении влияния кислицы на возобновительный процесс ели следует говорить лишь о меньшем отрицательном воздействии на выживаемость и ассимиляционный процесс всходов и сеянцев ели под пологом леса по сравнению с сомкнутыми синузиями высоких трав. Например, в кислично-щитовниковой синузии, где освещенность наиболее низкая и в первый год жизни у всходов не наблюдается положительного баланса CO_2, прохождение фенофаз явно замедлено и елочки уже на самых ранних этапах внедрения в сообщество не в состоянии нормально развиваться. К наступлению осенне-зимнего периода стволики всходов, как правило, не одревесневают, как это обычно наблюдается у всходов ели открытых или разреженных местообитаний, они остаются хрупкими, сочными, не подготовленными к перезимовке и в массе гибнут от самых разных, порой случайных причин. Таким образом, первопричину подобного явления надо искать все же в фитоценотических формах воздействия со стороны травяно-кустарничкового яруса (Старостина, 1973).

В данном типе леса (ельнике кислично-щитовниковом) хорошо развитый ярус трав и особенно папоротник австрийский являются мощными конкурентами молодых поколений ели на самых ранних этапах их жизни в лесном фитоценозе. Конкуренция между травами и сеянцами ели осуществляется здесь главным образом за использование лучистой энергии и без того сильно ослабленной древесным ярусом (в 3 раза более низкой, чем в сравнительно бедных типах леса, какими, например, являются широко распространенный на территории заповедника ельник сфагново-черничный и вообще ельники сфагновой группы, где древесный ярус имеет меньшую сомкнутость и высоту, а следовательно, и большую пропускную способность светового потока).

Поэтому при проведении различных мероприятий, направленных на содействие естественному возобновлению ели, следует учитывать, что кислично-щитовниковая синузия в относительно богатых еловых сообществах южной тайги и близкие ей синузии из крупных папоротников и трав являются весьма неблагоприятными местами для возобновления ели. Из всего изложенного следует, что в относительно богатом типе леса — ельнике кислично-щитовниковом — процесс фотосинтеза всходов ели, определяющий их выживаемость и дальнейшее существование в различных синузиях нижних ярусов, зависит не только от пропускной способности радиации древесным ярусом, но главным образом от пропускания ФАР отдельными синузиями трав. Последнее в свою очередь обусловливается составом, особенностями строения и плотности видовых популяций травянистых растений и кустарничков.

ЛИТЕРАТУРА

Воронова В. С. Естественное возобновление под пологом еловых лесов. — Тр. Карел. фил. АН СССР, 1959, вып. 16, с. 30—37. — *Карпов В. Г.* Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука, 1969. 336 с. — *Катрушенко И. В.* Использование схемы электрического «подавления нуля» в установке ОА 5501 для изучения CO_2-газообмена растений. — В кн.: Биофизические методы и системные исследования в лесной биогеоценологии. Петрозаводск, 1976а, с. 18—19. — *Катрушенко И. В.* О сопряженном влиянии температуры и освещенности на фотосинтез подроста ели. — Лесоведение, 1976б, с. 51—55. — *Катрушенко И. В., Старостина К. Ф.* Лабильность фотосинтетической реакции таежных растений. — Лесоведение, 1977, № 5, с. 92—94. — *Ли Уэнь-хуа, Сюй Чжэнь-бан.* О возобновлении ели в некоторых типах еловых лесов южной тайги европейской части СССР. — Бот. журн., 1961, т. 46, № 2, с. 279—286. — *Морозов Г. Ф.* Сорная растительность в лесу. — В кн.: Полная энциклопедия русского сельского хозяйства. СПб., 1905, т. 9, с. 43—50. — *Старостина К. Ф.* Роль синузий нижних ярусов в регуляции возобновительного процесса ели. — В кн.: Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973, с. 246—255. — *Старостина К. Ф.* О зависимости фотосинтеза *Oxalis acetosella* от фитоценотических условий произрастания. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 6, с. 859—865. — *Старостина К. Ф.* Фотосинтез неморальных трав в ельнике кислично-щитовниковом. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 10, с. 1323—1333. — *Сукачев В. Н.* Дендрология с основами лесной геоботаники. Л.: Гослестехиздат, 1934. 614 с. — *Ткаченко М. Е.* Общее лесоводство. Л.: Гослестехиздат, 1939. 746 с. — *Tranquillini W.* Das Lichtklima wichtiger Pflanzengesellschaften. — In: Handbuch der Pflanzenphysiologie. Berlin, 1960, Bd 5, Tl 2, S. 336—338.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 VII 1987.

УДК 582.33 (571.63)

С. К. Гамбарян

К ФЛОРЕ ПЕЧЕНОЧНЫХ МХОВ ЗАПОВЕДНИКОВ «КЕДРОВАЯ ПАДЬ» И ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО МОРСКОГО (ЮГ ПРИМОРСКОГО КРАЯ)

S. K. GAMBARYAN. ON THE LIVERWORT FLORA OF THE «KEDROVAYA PAD'» AND THE FAR EAST MARINE RESERVES (THE SOUTH OF THE PRIMORYE TERRITORY)

Приводятся сведения о видовом составе и распространении печеночных мхов для двух самых южных заповедников края. Список включает виды, новые и редкие для бриофлоры СССР.

Флора заповедников «Кедровая падь» и Дальневосточного государственного морского, расположенных на крайнем юге Приморского края, представляет несомненный научный интерес.

Заповедник «Кедровая падь» находится в Хасанском р-не, на западном берегу Амурского залива, в бассейне р. Кедровой и относится к числу старейших в СССР. По ботанико-географическому районированию Б. П. Колесникова (1969), заповедник входит в южную подзону зоны смешанных хвойно-широколиственных лесов. Согласно А. Л. Тахтаджяну (1978), он находится на северной границе маньчжурской провинции восточно-азиатской области Бореального подцарства Голарктического царства. На его флору существенное влияние оказывают близость Японского моря, наличие скальных карбонатных обнажений по берегам реки и ключей, отсутствие высоких горных вершин, муссонный климат с влажным и теплым летом. «Леса заповедника представлены реликтовыми древесными породами, когда-то входившими в состав древних третичных лесов тургайского флористического комплекса» (Васильев, 1984 : 57). Основная уникальная формация заповедника — чернопихтово-широколиственные леса (чернопихтарники). Эти леса растут только на крайнем юге Приморского края, где проходит северо-восточная граница их общего ареала в Восточной Азии (Васильев, 1984 : 59). С 1935 г. в заповеднике «Кедровая падь» проводились систематические научно-исследовательские работы, результаты которых обобщены в сборнике «Флора и растительность заповедника „Кедровая падь“» (1972) и в коллективной монографии «Заповедник „Кедровая падь“» (Васильев и др., 1984).

Дальневосточный морской заповедник — самый молодой, создан в 1978 г. в целях сохранения природной среды зал. Петра Великого (Чугунов, 1979). Своеобразие природных условий отразилось на характере формирования современной растительности. На всех островах господствуют полидоминантные широколиственные леса, чаще кленово-грабово-липовые (острова Дурново, Большой Пелис, Гильдебрандта) и кленово-липовые (Куренцова, Борзова, 1979). На отдельных островах из хвойных сохранились единичные деревья тиса остроконечного, пихты цельнолистной, сосны могильной. Почти полное отсутствие хвойных пород, устойчивые муссонные ветры с частыми туманами отразились на экологии и видовом составе печеночных мхов. Многие растения, встречающиеся на материке в качестве эпифитов, здесь ведут себя как эпилиты.

Флоры Дальневосточного морского заповедника и «Кедровой пади» в бриологическом отношении изучены слабо. Первые краткие сведения о печеночных мхах по сборам А. С. Лазаренко в 1930, 1933 гг. имеются в отдельных систематических обработках Д. К. Зерова (1954, 1965, 1966). В 1958—1959 гг. на территории заповедника «Кедровая падь» проводились специальные бриологические исследования, результатом которых явилась работа «Мхи заповедника „Кедровая падь“» (Ардеева, 1972). В ней приводится 14 печеночных и 123 листостебельных видов мхов. Этот список был критически просмотрен, а некоторые сохранившиеся сборы по роду *Frullania* вновь определены. Исследования печеночных мхов мы продолжали периодически (в основном в 1976 и 1982 гг.). В настоящее время список печеночных мхов заповедника включает 30 видов.

В 1977—1979 гг. бриологическими исследованиями были охвачены острова зал. Петра Великого: Русский, Попов, Рейнеке, Большой Пелис, Дурново, Гильдебрандта и Стенина. Результаты обобщены в работе автора данной статьи (Гамбарян, 1981). Последующие сборы в 1980 и 1982 гг. на островах и холме Голубиный утес, близ о. Фальшивого, а также изучение родов *Frullania*, *Porella* и *Jungermannia* позволили пополнить список печеночных мхов до 31 вида.

Коллекция печеночных мхов заповедников обработана не полностью, ряд видов сем. *Lejeuneaceae* требует доработки.

Во флорах исследованных нами заповедников встречаются редкие для СССР виды печеночных мхов, отмеченные только в Приморском крае. Это *Chandonanthus birmensis*, *Trichocoleopsis sacculata* (Зеров, 1953), *Plagiochila hakkodensis*, *P. satoi*, *Frullania taradakensis* (Гамбарян, 1984а, б), *Radula constricta*, *Asterella leptophylla*, *Macvicaria ulophylla* (Зеров, 1954), *Trocholejeunea sandvicensis* (Зеров, 1965; Абрамова, Абрамов, 1975) и ряд других видов печеночных мхов.

Новой для флоры СССР является *Plectocolea infusca* var. *ovifolia*, известная ранее только на островах Японии (Хоккайдо, Хонсю, Сикоку, Кюсю) (Amakawa, 1960). Неморальный восточноазиатский вид *Radula obtusiloba* впервые приводится для материковой части Дальнего Востока, ранее был указан с о. Итуруп, Японии и Корейского п-ва (Yamada, 1979, 1986).

При сравнении флор двух заповедников выявляется определенное сходство в видовом составе. В заповеднике «Кедровая падь» наибольшим числом видов (3) характеризуются семейства *Porellaceae*, *Frullaniaceae*, *Lophocoleaceae*, *Plagiochilaceae*; семейства *Metzgeriaceae*, *Aytoniaceae*, *Conocephalaceae* содержат по 2 вида. В Дальневосточном морском заповеднике ведущими семействами по числу видов являются *Porellaceae* (5), *Frullaniaceae* (4); семейства *Jungermanniaceae*, *Radulaceae*, *Aytoniaceae* представлены 3 видами, а остальные семейства *Plagiochilaceae*, *Conocephalaceae* содержат по 2 вида. При сравнительном анализе печеночных мхов заповедников «Кедровая падь» и Дальневосточного морского по основным флористическим показателям выявляется тесная генетическая связь.

Ниже приводится список видов печеночных мхов, выявленных при изучении гепатикофлоры заповедников «Кедровая падь» (1) и Дальневосточного морского (2) и с учетом имеющихся литературных данных. Одной звездочкой отмечены новые виды для Приморского края, двумя — для материковой части Дальнего Востока, тремя — для всего СССР.

Сем. *Anthocerotaceae*

1. *Anthoceros laevis* L. (=*Phaeoceros laevis* (L.) Prosk.).

1 — долина р. Кедровой, нижнее течение, на залежи (Ардеева, 1972).

Сем. *Pelliaceae*

2. *Pellia neesiana* Limpr.

1 — илистый берег Кедровой (Ардеева, 1972); там же, на влажной почве в местах стока вод, на прибрежных скалистых обнажениях, очень обильно, 11 VIII 1976. 2 — о. Рейнеке, овраг, по берегам ручья, на почве, 21 VIII 1977. О. Попов, по дороге к бух. Алексеево, вдоль канавы на сырой почве, 8 IX 1980.

Сем. *Aneuraceae*

3. *Riccardia multifida* (L.) S. Gray.

2 — о. Попов, бух. Алексеево, широколиственный лес, на сырой почве, вдоль бровки канавы, 10 IX 1979.

Сем. *Metzgeriaceae*

4. *Apometzgeria pubescens* (Schrank) Kuw. (=*Metzgeria pubescens* Raddi).

1 — долинный лес, на основании ствола пихты белокорой (Ардеева, 1972). Бассейн р. Кедровой, на камнях, 29 IX 1976.

5. *Metzgeria conjugata* Lindb.

1 — Гаккелевский хр., каменистая россыпь, на почве (Ардеева, 1972); там же, г. Чалбан, 8 V 1977, собр. В. А. Недолужко. 2 — о. Рейнеке, скалы, на вертикальных гранях обнажений, в примеси, 28 VIII 1977. О. Гильдебрандта, на камнях с гумусом вместе с *Porella vernicosa*, 26 VII 1978, собр. Г. Э. Куренцова. Голубиный утес, на гумусированных камнях, в расщелинах скалы на почве, 21 VIII 1982.

Сем. *Lepidoziaceae*

6. *Bazzania bidentula* (Steph.) Steph.

2 — о. Попов, скалы, 16 IX 1930, собр. А. С. Лазаренко (Зеров, 1966).

Сем. *Calypogeiaceae*

7. *Metacalypogeia cordifolia* (Steph.) Inoue.

1 — долина Кедровой, на гнилом пне, 31 V 1933, собр. А. С. Лазаренко; там же, еловый лес, на почве, 4 VII 1959, собр. Е. З. Коваль (Зеров, 1965). 2 — о. Попов, на влажных гумусированных скалах вдоль берега моря, 23 VIII 1980.

Сем. *Cephaloziaceae*

8. *Cephalozia lunulifolia* (Dum.) Dum. (=*C. media* Lindb.).

1 — долина Кедровой, 9 IX 1959, собр. В. Я. Ардеева; там же, в верховьях ключа Второго Золотого, на камнях засыпанных почвой (Ардеева, 1972).

Сем. *Lophoziaceae*

9. *Chandonanthus birmensis* Steph.

1 — Гаккелевский хр., на каменистых россыпях, в расщелинах камней (Ардеева, 1972), а также в углублениях между камнями, на затененных кустами камнях, 19 VIII 1977, собр. В. Я. Черданцева.

Сем. *Jungermanniaceae*

10. *Crossogyna autumnalis* (DC.) Schljak.

2 — Голубиный утес, в расщелинах скалы, на гумусированных участках, 21 VIII 1982.

*11. *Plectocolea hyalina* (Lyell) Mitt.

2 — о. Пелис, берег моря, в расщелинах скалы, на гумусированных участках, 7 VIII 1977.

***12. *P. infusca* var. *ovalifolia* Amak.

1 — прибрежное скалистое обнажение северной экспозиции, влажная поверхность камней, 11 IX 1978, собр. Л. В. Бардунов (в плотной дернине с периантием, антеридиальными побегами).

13. *Liochlaena subulata* (Evans) Schljak.

2 — о. Рейнеке, берег ручья, на влажных камнях, 21 VIII 1977, опр. Р. Н. Шляков; там же, дно оврага, на влажной почве и валеже, 21 VIII 1977.

Сем. *Lophocoleaceae*

14. *Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dum.

2 — о. Попов, мыс Старк, дубняк леспедециевый, на основании ствола граба, 11 VIII 1978; мыс Птичий, высокая терраса скалистого берега моря, на камнях, 10 X 1979.

15. *L. minor* Nees.

2 — о. Пелис, вершина склона, кленово-грабовый дубняк, на основании ствола дуба монгольского, на камнях, на влажной обнаженной почве, 7 VIII 1977. О. Дурново, прибрежные скалы, заросли кустарников, на основании ствола тиса, 7 VIII 1977. О. Рейнеке, прибрежные скалы, в расщелинах с гумусом, 21 VIII 1977. О. Попов, мыс Птичий, высокий скалистый берег моря, на камнях, 9 X 1979.

16. *Chiloscyphus pallescens* (Ehrh.) Dum.

1 — на камнях в быстром потоке вод Кедровой, а также в устье быстротекучих ключей Синего, Горайского, Первого Золотого, Кабаньего и во многих ручейках, 10—12 VIII 1976.

17. *C. polyanthos* (L.) Corda.

1 — в потоках вод на дне Кедровой, на песке по берегу и на камнях в русле быстротекучих ключей и водопада, 19 VIII 1982. Обильно.

18. *C. rivularis* (Schrad.) Hazsl.

1 — на камнях в ключах Второй Золотой, Подкрестовый (Ардеева, 1972); там же, а также в быстром потоке вод Кедровой, 10 VIII 1976.

Сем. *Myliaceae*

19. *Mylia taylori* (Hook.) Gray.

1 — дубняк, на гранитных глыбах по берегу ключа Водопадного, 18 VIII 1976.

20. *M. verrucosa* Lindb.

2 — о. Рейнеке, дно оврага, по берегу ручья, на влажной почве, 21 VIII 1977.

Сем. *Plagiochilaceae*

21. *Pedinophyllum interruptum* (Nees) Lindb.

1 — скалистое обнажение у ручья, на влажной поверхности камней, 10 IX 1978, собр. Л. В. Бардунов. 2 — Голубиный утес, на гумусированных камнях в расщелинах скалы, как примесь, 21 VIII 1982.

22. *Plagiochila hakkodensis* Steph.

1 — берег р. Кедровой, гумусированные влажные камни и колодник, плотным ковром, 11 IX 1978, собр. Л. В. Бардунов. Указанную В. Я. Ардеевой (1972) для заповедника «*P. asplenioides* Du Mort» (?) можно отнести к любому виду рода, так как европейский вид *P. asplenioides* (L.) Dum. понимался широко и мог быть собирательным — *P. asplenioides* auct. (Grolle, 1983).

23. *P. porelloides* (Nees) Lindb.

2 — о. Рейнеке, скалистые образования, между глыбами в тени, 28 VIII 1977.

24. *P. satoi* Hatt.

1 — берег ключа, впадающего в р. Кедровую, на вертикальной поверхности скалы, 17 VIII 1977, № 35, опр. Х. Иноуе.

Сем. *Neotrichocoleaceae*

25. *Trichocoleopsis sacculata* (Mitt.) Okam.

1 — бассейн р. Кедровой, на камнях плотным ковром, 13 VIII 1976, опр. Р. Н. Шляков.

Сем. *Radulaceae*

26. *Radula complanata* (L.) Dum.

1 — на основаниях стволов (Ардеева, 1972).

2 — о. Рейнеке, скалы, на вертикальных гранях глыб, 28 VIII 1977.

27. *R. constricta* Steph.

2 — Голубиный утес, на гумусированных камнях в расщелинах скалы, 21 VIII 1982, № 51, опр. К. Ямада.

28. *R. obtusiloba* Steph.

2 — о. Попов, мыс Старк, скалистый берег моря, на гранитных обнажениях, 5 VIII 1977, № 52, опр. К. Ямада; ранее указывался как *R. complanata* (Гамбарян, 1981). О. Рейнеке, выходы скальных пород, на гумусированных глыбах, в тени, 28 VIII 1978.

Сем. *Porellaceae*

29. *Macvicaria ulophylla* (Steph.) Hatt.

2 — о. Попов, на камне, 16 IX 1930, собр. А. С. Лазаренко (Зеров, 1954). Голубиный утес, на вертикальных стенах скалы, 21 VIII 1982; там же, на гумусированных участках отдельных глыб, 15 X 1982.

30. *Porella fauriei* (Steph.) Hatt.

2 — о. Пелис, дубняк, на камнях, 7 VIII 1977. Голубиный утес, средняя часть, на вертикальной поверхности глыбы вдоль расщелины скалы, 21 VIII 1982. О. Рейнеке, скалы, на глыбах, 28 VIII 1978.

31. *P. grandiloba* Lindb.

1 — на мелкоземе по влажным берегам ключа Водопадного, 13 VIII 1976. Долина р. Кедровой, на камнях, 15 X 1976, собр. А. П. Хохряков. 2 — о. Попов, дубняк леспедециевый, на обнаженных поверхностях глыб, обильно, 7 VIII 1977. О. Пелис, дубняк, на вертикальной поверхности глыб, обильно, 7 VIII 1977. Голубиный утес, на вертикальных стенах скалы, отдельных глыбах и камнях, на сырых затененных участках в зарослях кустарников, часто, 21 VIII 1982.

32. *P. gracillima* Mitt.

1 — ключ Горайский, долинный пихтово-широколиственный лес, на основании клена зеленокорого вместе с *P. vernicosa*, 11 VIII 1976.

33. *P. platyphylla* (L.) Lindb.

2 — о. Попов, мыс Старк, дубняк леспедециевый, на камне, 12 VIII 1978, №18, опр. С. Хаттори; ранее указывалась как *P. gracillima* Mitt. (Гамбарян, 1981).

34. *P. vernicosa* Lindb.

1 — на каменистых россыпях Сухореченского хребта, 12 X 1954, собр. Л. Н. Васильева. Часто встречается в долинных чернопихтарниках, дубняках на крутых склонах берега реки, гумусированных участках скал, на основаниях стволов ореха маньчжурского, березы, ясеня, дуба, 10—13 VIII 1976, 19 VIII 1982. Обычен. 2 — о. Пелис, широколиственный лес, на обнаженных и гумусированных камнях, 7 VIII 1977. О. Стенина, чернопихтарник, на гумусированных камнях, 25 VI 1978, собр. Г. Э. Куренцова. О. Рейнеке, скалы, на вертикальных гранях обнажений, 28 VIII 1977. О. Гильдебрандта, на камнях с гумусом, 26 VII 1978, собр. Г. Э. Куренцова. О. Попов, мыс Старк,

дубняк леспедециевый, на слегка гумусированной поверхности камней, 11 VIII 1978. Голубиный утес, на вертикальных стенах скалы, на обнаженных горизонтальных поверхностях отдельных глыб, гумусированных участках в расщелинах скалы, 21 VIII 1982.

Сем. *Frullaniaceae*

35. *Frullania bolanderi* Aust.

2 — о. Попов, мыс Птичий, высокий берег моря, на камнях, 10 X 1979; там же, мыс Старк, прибрежные скалы, 17 IX 1977.

36. *F. davurica* Hampe (=*F. jackii* Gottsche).

2 — о. Б. Пелис, кленово-грабовый дубняк, на камне с гумусом, обнаженной поверхности гранита, 7 VIII 1977. О. Рейнеке, скалы, на вертикальных гранях обнажений, 28 VIII 1977.

37. *F. moniliata* (Reinw. et al.) Mont. (=*F. tamarisci* subsp. *obscura* (Verd.) Hatt.).

1 — на каменистых россыпях, 12 X 1954, № 3, собр. Л. Н. Васильева, опр. С. Хаттори; там же, на затененных камнях хр. Гаккелевского, вместе с *Boulaya mittenii* (Broth.) Card. 13 VIII 1976. Сюда следует отнести образец, определенный В. Я. Ардеевой как *F. tamarisci* (L.) Dum. (Ардеева, 1972).

38. *F. muscicola* Steph.

1 — отроги Сухореченского хр., правобережье ключа Горайского, р. Кедровой, долина ключей Кабаньего и Первого Золотого, чаще на основаниях стволов сирени амурской, березы маньчжурской, клена мелколистного, бархата амурского, липы, на каменистых россыпях в кедрово-широколиственных и широколиственных лесах, 10—13 VIII 1976. Нередок. Гербарные образцы *F. dilatata* (L.) Dum., хранящиеся в лаборатории низших растений в VLA, следует относить к этому виду, наши определения (под номерами 6, 8) подтверждены С. Хаттори. 2 — о. Пелис, берег моря, заросли кустарников у вершины склона, на обнаженной поверхности гранита; там же, кленово-ясенево-разнокустарниковый лес, на камнях, гумусированных обнажениях, 7 VIII 1977. О. Дурново, прибрежные скалы, на камнях в тени, 7 VIII 1977. О. Попов, бух. Пограничная, обнажения коренных пород на горизонтальной поверхности глыб, 3 IX 1977; там же, мыс. Птичий, дубняк, на стволе липы, 10 X 1979. О. Рейнеке, заросли дубовой поросли, на обнаженных гранитных глыбах, 21 VIII 1977. Голубиный утес, юго-западный склон, дубняк леспедециевый, на горизонтальной поверхности глыб и на гумусированных участках в расщелинах скал, 14 X 1982.

39. *F. taradakensis* Steph.

1 — среднее течение реки, на горизонтальной поверхности глыб с небольшим содержанием гумуса, 10 VIII 1976, № 29; там же, по берегу ключа Водопадного, 13 VIII 1976, № 13 (определения С. Хаттори); там же, на каменистых россыпях, на стволе пихты, 13 VIII 1976. 2 — о. Попов, мыс Птичий, дубняк, на обнаженной и слегка гумусированной поверхности глыб и камней, 11 VIII 1978. О. Рейнеке, скалы, на вертикальных гранях обнажений, на слегка гумусированной горизонтальной поверхности глыб вдоль расщелины скалы вместе с примесью *Porella fauriei*, 21 VIII 1977.

40. *Trocholejeunea sandvicensis* (Gott.) Mitz. (=*Brachiolejeunea sandvicensis* (Gott.) Evans).

1 — на камне недалеко от реки, 1959, собр. В. Я. Ардеева (Абрамова, Абрамов, 1975). Левобережье среднего течения Кедровой, широколиственный лес, на основании ствола липы, 10 VIII 1976.

41. *Lejeunea cavifolia* (Ehrh.) Lindb.

2 — о. Рейнеке, скальные образования, на вертикальной поверхности глыб, 28 VIII 1977, опр. Р. Н. Шляков. Голубиный утес, подножие, на гумусированных камнях в расщелинах скалы, 21 VIII 1982.

Сем. *Aytoniaceae*

42. *Reboulia hemisphaerica* (L.) Raddi.

1 — левобережье среднего течения Кедровой, на коренных обнажениях (с архегониальными и антеридиальными подставками), обильно, 19 VIII 1982. 2 — Голубиный утес, на вертикальной поверхности скалы, на гумусированных открытых участках, 15 X 1982

43. *Mannia pillosa* (Horn.) Frye et Clark.

2 — подножие Голубиного утеса, в расщелинах скалы, на гумусированных камнях поверх ковра *Macvicaria ulophylla*, *Lejeunea* sp., 21 VIII 1982.

44. *Asterella leptophylla* (Mont.) Grolle (=*A. pusilla* Schimizu et Hatt.).

1 — левобережье среднего течения Кедровой, на обнаженной почве, 18 VIII 1977, № 43; там же, обнажения коренных пород вдоль реки, 19 VIII 1982, № 46; скалистый берег ручья в лесу, на щебнисто-гумусированных участках, 16 X 1974, собр. Л. В. Бардунов. Нередок. 2 — Голубиный утес, на гумусированных влажных камнях в расщелинах скалы, 21 VIII 1982, № 45. Нередок. Наши образцы под номерами 43, 45, 46 определены Р. Гролле.

Сем. *Conocephalaceae*

45. *Conocephalum conicum* (L.) Dum.

1 — правобережье р. Кедровой, на гниющей древесине в долинном широколиственном лесу, а также на почве по берегам ключей, оврагов, выступающих корнях деревьев, 10—12 VIII 1976. Нередок. 2 — О. Гильдебрандта, Дурново, на почве, 26 VII 1978, собр. Г. Э. Куренцова. О. Попов, мыс Старк, крутой берег моря, на гумусированных влажных участках в расщелинах скалы, 23 VIII 1980. Голубиный утес, на гумусированных скальных участках и влажной почве у подножия скалы, 21 VIII 1982.

46. *C. japonicum* (Thunb.) Grolle.

1 — на почве в долине реки, 9 IX 1977; там же, прибрежное скалистое обнажение, на влажной поверхности камней, 11 IX 1978, собр. Л. В. Бардунов. Описанную К. И. Ладыженской разновидность *C. supradecompositum* (Lindb.) Steph. var. *propagulifferum* Mass. (Ладыженская, Васильева, 1964; VLA) по сборам В. Я. Ардеевой в 1959 г., а также литературным сведениям В. Я. Ардеевой (1972), следует относить к этому виду (Grolle, 1984). 2 — о. Рейнеке, овраг, на почве по влажным берегам ручья, 21 VIII 1977.

Сем. *Marchantiaceae*

47. *Marchantia polymorpha* L.

1 — на влажных камнях в русле среднего течения Кедровой, 10 VIII 1976.

Сем. *Targioniaceae*

48. *Targionia hypophylla* L.

1 — окраина заповедника, на сланцах с гумусом и мелкоземом в высохшей протоке ручья, 25 IV 1976.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова А. Л., Абрамов И. И. Некоторые особенности флоры печеночных мхов Дальнего Востока. — В кн.: Флора, систематика и филогения растений. Киев: Наук. думка, 1975, с. 153—160. — *Ардеева В. Я.* Мхи заповедника «Кедровая падь». — В кн.: Флора и растительность заповедника «Кедровая падь». Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1972, с. 172—179. — *Васильев Н. Г.* Растительность. — В кн.: Заповедник «Кедровая падь». М.: Лесн. пром-сть, 1984, с. 56—118. — *Васильев Н. Г., Харкевич С. С., Шибнев Ю. Б.* Заповедник «Кедровая падь». М.: Лесн. пром-сть, 1984. 197 с. — *Гамбарян С. К.* Печеночные мхи островов залива Петра Великого. — В кн.: Систематика, экология и география споровых растений Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1981, с. 82—86. — *Гамбарян С. К.* Печеночные мхи. — В кн.: Флора Верхнеуссурийского стационара. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1984а, с. 75—83. — *Гамбарян С. К.* О флоре печеночных мхов высокогорий и отрогов Южного Сихотэ-Алиня. — В кн.: Систематико-флористические исследования споровых растений Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1984б, с. 54—69. — *Зеров Д. К.* Три нові для флори СРСР види печіночників з Приморського края. — Бот. журн. АН УРСР, 1953, т. 10, № 1, с. 101—105. — *Зеров Д. К.* *Porella ulophylla* (Steph.) D. Zerov comb. nova у флорі СРСР. — Бот. журн. АН УРСР, 1954, т. 11, № 4, с. 70—72. — *Зеров Д. К.* Два нові для флори СРСР роди печіночників — *Metacalypogeia* (Hatt.) Inoue і *Brachiolejeunea* Spruce з Радянського Далекого Сходу. — Укр. бот. журн., 1965, т. 22, № 1, с. 78—82. — *Зеров Д. К.* Родина лепідозієві (*Lepidociaceae*) у флорі Радянського Далекого Сходу. — Укр. бот. журн., 1966, т. 23, № 3, с. 86—95. — *Колесников Б. П.* Растительность. — В кн.: Южная часть Дальнего Востока. М.; Наука, 1969, с. 206—250. — *Куренцова Г. Э.*, *Борзова Л. М.* Особенности флоры и растительности островов Дальневосточного государственного морского заповедника АН СССР в заливе Петра Великого. — В кн.: Биологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1979, с. 144—156. — *Ладыженская К. И.*, *Васильева Л. Н.* Первая находка в СССР *Conocephalum supradecompositum* (Lindb.) Steph. var. *propaguliferum* Mass. — В кн.: Новости сист. высш. раст. М.; Л.: Наука, 1964, с. 265—269. — *Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 247 с. — *Флора* и растительность заповедника «Кедровая падь» / Под ред. П. Г. Горового. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1972. 307 с. — *Чугунов Ю. Д.* Морской заповедник в заливе Петра Великого. — В кн.: Биологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1979, с. 138—143. — *Amakawa T.* Family *Jungermanniaceae* of Japan. II. — J. Hattori Bot. Lab., 1960, N 22. 90 p. — *Grolle R.* Hepatics of Europe including the Azores: an annotated list of species, with synonyms from the recent literature. — J. Bryol., 1983, N 12, p. 403—459. — *Grolle R.* *Miscellanea hepaticologica.* — J. Hattori Bot. Lab., 1984, N 55, p. 501—511. — *Yamada K.* A revision of Asian taxa of *Radula*. — U. Hattori Bot. Lab., 1979, N 45, p. 201—322. — *Yamada K.* Notes on *Radula* (*Hepaticae*) from Primorye territory in Eastern USSR. — Proc. Bryol. Soc. Japan, 1986, vol. 4, N 4, p. 66—67.

Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 17 XII 1986.

УДК 581.9

Бот. журн., т. 73, № 8

В. А. Творогов

ПАРЦИАЛЬНЫЕ ФЛОРЫ ОКРЕСТНОСТЕЙ ЗАБРОШЕННЫХ БУРОВЫХ СКВАЖИН ХАРАСАВЭЙСКОГО (п-ов ЯМАЛ) И ЯМБУРГСКОГО (п-ов ТАЗОВСКИЙ) ГАЗОВЫХ МЕСТОРОЖДЕНИЙ

V. A. TVOROGOV. PARTIAL FLORAS OF THE NEIGHBOURHOOD OF THE NEGLECTED DRILL HOLES OF THE HARASAVEY (THE YAMAL PENINSULA) AND THE YAMBURG (THE TAZOVSKY PENINSULA) GAS DEPOSITS

Приводятся результаты исследования парциальных флор антропогенных участков Ямбургского и Харасавэйского газовых месторождений, расположенных в арктической и южной гипоарктической подзонах тундровой зоны. Дана краткая характеристика районов, приведены таксономический состав парциальных флор, соотношение в них географических элементов и коэффициенты общности. Рассмотрены некоторые особенности биологии и активность антропофильных видов. Обсуждается основной путь формирования парциальных флор нарушенных участков на Крайнем Севере.

Разработка природоохранительных мероприятий при промышленном освоении Крайнего Севера требует углубленного изучения парциальных флор антропогенных участков в районах освоения. Составление полных флористических списков при обследовании нарушенных в результате деятельности человека местообитаний является необходимой предпосылкой для выявления закономерностей формирования парциальных флор, которые могут быть использованы при планировании работ по рекультивации нарушенных территорий. Антропофильную часть флоры, как нам представляется, весьма удобно изучать на участках около заброшенных буровых скважин, где в результате техногенного воздействия естественный растительный покров полностью уничтожается и формируются вторичные растительные группировки, возраст которых можно точно определить.

Специфическими особенностями территории около скважин являются разливы бурового глинистого раствора и горючесмазочных веществ, но эти разливы занимают чаще всего локальные, небольшие по площади участки, основные же нарушения растительного покрова возникают из-за деятельности транспорта. Подобные нарушения, но в иной степени наблюдаются около жилых поселков, в местах скопления техники, а также на временных «дорогах», возникающих при интенсивном движении транспорта по тундре в теплое время года.

Летом 1981 и 1982 гг. мы проводили исследования зарастающих участков около заброшенных буровых скважин в районе Харасавэйского газового месторождения, расположенного, по схеме Б. А. Юрцева с соавторами (1978), на южной окраине арктической тундры в западной части п-ова Ямал, в районе мыса Харасавэй.

Территория в целом плоская, слегка холмистая, изрезана речной и овражной сетью, заболочена. Реки типично равнинные с извилистыми руслами и небольшой скоростью течения, наиболее крупная из них — р. Харасавэй. Болота низинные — минеральные и торфяно-минеральные. Встречаются озера в основном термокарстового происхождения. Для всего района характерно сплошное распространение многолетнемерзлых пород. Глубина сезонноталого слоя на водораздельных увалах в начале сентября колеблется от 25 до 85 см. Поверхностные отложения сложены главным образом переслаивающимися песками, суглинками и супесями.

Климат исследуемой территории суровый. Среднегодовая температура воздуха составляет —10 °С. Продолжительность безморозного периода — в среднем 109 дн, а со среднесуточной температурой выше +5 °С — всего 48 дн. Среднесуточная температура воздуха в июле — около +6 °С. Количество осадков составляет в среднем 321 мм в год. Летние осадки выпадают в виде длительных моросящих дождей и туманов, в августе и сентябре часто со снегом. Устойчивый снежный покров образуется в конце сентября—начале октября и сохраняется в течение 9—9.5 мес.

Растительность на плакорах представлена в основном осоково-лишайниково-моховой, дриадовой, а также мелкокустарничковой тундрами. В районе широко развиты осоково-гипновые, валиково-полигональные болота и приморские луга. Нами обследованы зарастающие участки около 6 заброшенных разведочных буровых скважин. После прекращения техногенного воздействия прошло от 4 до 7 лет.

За период с 1983 по 1986 гг. мы проводили исследования подобных участков в районе Ямбургского газоконденсатного месторождения, отличающегося по физико-географическим условиям от Харасавэйского месторождения. Этот район входит, по упомянутой зональной схеме Юрцева с соавторами (1978), в подзону южных гипоарктических тундр и расположен в средней части Тазовского п-ова, хотя и несколько ближе к Обской губе.

Исследуемая территория представляет собой типичную пологоволнистую равнину, абсолютные отметки достигают 50—70 м. Поверхность глубоко изрезана густой речной и овражной сетью с почти каньонообразными формами. Глубина расчленения изменяется от 0—3 до 6—10 м. Район сильно заозерен и заболочен, большинство озер термокарстового происхождения. В формировании мезо- и микрорельефа большое значение имеют мерзлотные процессы, проявляющиеся главным образом в термоэрозии и термокарсте. В середине сентября глубина сезонно-талого слоя колеблется от 70 до 150 см. Поверхностные отложения представлены переслаивающимися песчаными и супесчаными породами, реже встречаются суглинки.

Климат исследуемой территории континентальный. Среднегодовая температура воздуха составляет около —7.8 °С. Среднемесячные температуры января и февраля изменяются от —25 до —29 °С, минимальная температура иногда может опускаться до —45. . .—50 °С. Продолжительность безморозного периода 110—120 дн. Среднесуточная температура воздуха в июле около +12 °С.

Годовое количество осадков 365—455 мм. За безморозный период выпадает 40—50 % общего количества осадков. Устойчивый снежный покров образуется в начале октября. На формирование мощности и плотности снежного покрова огромное влияние оказывают сильные ветры, вызывающие интенсивное перевевание снега. Начало схода снежного покрова отмечается в конце мая—начале июня.

Растительность на плакорах представлена в основном ерниковыми, а также комплексной бугристо-мочажинной кустарничково-мохово-лишайниковой тундрами; на хорошо дренируемых участках преобладает кустарничково-мохово-лишайниковая тундра. Много комплексных и некомплексных болот, встречаются пойменные и гекистотермные склоновые луговины.

В этом районе нами обследованы 23 буровые скважины. После прекращения техногенного воздействия прошло от 2 до 16 лет.

В табл. 1 приводится список видов парциальных флор нарушенных участков Харасавэйского (Хр) и Ямбургского (Ям) газовых месторождений. Парциальные флоры нарушенных участков Харасавэйского месторождения содержат 56 видов сосудистых растений, относящихся к 36 родам и 15 семействам. Ведущие семейства (*Gramineae*, *Cyperaceae*, *Ranunculaceae*, *Compositae*, *Saxifragaceae*) включают 58 % всех видов, встреченных на нарушенных участках исследуемого района. Семейства, представленные 1—2 видами, составляют 47 %, а 64 % родов содержат по одному виду.

Подобные парциальные флоры Ямбургского месторождения содержат 72 вида сосудистых растений, относящихся к 46 родам и 24 семействам. Ведущие семейства (*Gramineae*, *Cyperaceae*, *Polygonaceae*, *Compositae*, *Juncaceae*) включают 50 % всей флоры; 64 % семейств представлены 1—2 видами, 70 % родов — только одним видом. Состав пяти ведущих семейств, а также обилие семейств и родов, содержащих 1—2 вида, характерны для арктической и гипоарктической флор (Юрцев, 1968).

В сравниваемых флорах ведущими являются семейства *Gramineae* и *Cyperaceae*, но в районе Харасавэя *Gramineae* значительно преобладает над остальными семействами, в то время как в районе Ямбурга злаки и осоковые по числу видов не отличаются друг от друга, как и в типичных гипоарктических флорах (Ребристая, 1977).

Естественная локальная флора района Харасавэя насчитывает 110 видов, Ямбурга — 180 видов, соответственно парциальные флоры нарушенных участков в районе Харасавэя содержат почти 51 %, а в районе Ямбурга — 40 % от всего видового богатства локальных флор.

Остаточные виды на нарушенных участках немногочисленны, в районе Харасавэя таковых встречено 7, в районе Ямбурга — 17.

Виды, слагающие парциальные флоры нарушенных участков, за исключением остаточных, следует отнести, по классификации Е. В. Дорогостайской (1972), к апофитам, т. е. к таким растениям, которым воздействие человека благоприятствует и которые произрастают в антропогенных условиях лучше и обильнее или хотя бы не хуже, чем на ненарушенных участках. Выделение остаточных видов, особенно в первое десятилетие с начала зарастания, довольно

ТАБЛИЦА 1

Характеристики видов, слагающих парциальные флоры нарушенных участков

Вид	Район нахождения	Географические группы		Отношение к субстратам		Способность к вегетативному размножению	Биоморфа	Отношение к антропогенному воздействию	Активность вида	
		долготная	широтная	задернованным	сухим и переувлажненным				Харасавэй	Ямбург
Equisetum arvense ssp. *boreale* (Bong.) Tolm.	Хр, Ям	ц	га	±	.	+	МТ	А	Iа	IIб
Equisetum pratense Ehrh.	Ям	ц	б	±	.	+	МТ	О	—	Iб
Lycopodium alpinum L.	Ям	ц	аа	+	.	+	МТ	О	—	Iа
Lycopodium selago ssp. *arcticum* (Grossh.) A. et D. Löve	Ям	ц	гаа	+	.	+	МТ	О	—	Iа
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.	Ям	ц	аа	±	$С_1$	—	МТ	А	—	IIб
Alopecurus alpinus Smith	Хр	ц	аа	+	.	+	МТ	А	IIIб	—
Arctagrostis arundinaceae (Trin.) Beal	Ям	с	га	+	.	+	МТ	А	—	Iб
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb.	Хр	ц	а	+	.	+	МТ	А	Iа	—
Calamagrostis langsdorffii (Link.) Trin.	Ям	ц	б	±	.	+	МТ	А	—	Iв
Calamagrostis holmii Lange	Хр, Ям	с	а	±	.	—	МТ	А	IIв	IIв
Calamagrostis neglecta (Ehrh.) Gaertn.	Хр, Ям	ц	б	+	.	+	МТ	А	IIб	IIIб
Deschampsia cespitosa ssp. *glauca* (Hartm.) Hartm.	Хр, Ям	еаз	аа	±	.	+	МТ	А	IIIб	IIIв
Trisetum spicatum (L.) Richt.	Хр, Ям	ц	аа	+	$С_2$	—	МТ	А	Iа	Iа
Poa alpigena var. *colpodea* (Th. Fries) Soland.	Хр, Ям	ц	а	—	$В_2$	+	МТ	А	IIб	Iб
Poa arctica R. Br.	Хр	ц	а	+	.	+	МТ	А	IIIб	—
Dupontia psilosantha Rupr.	Хр	ц	а	±	$В_2$	+	МТ	А	IIа	—
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	Хр, Ям	ц	а	±	$В_2$	+	МТ	А	Iб	Iб
Phippsia algida (Soland.) R. Br.	Хр	ц	а	±	.	+	МТ	А	Iб	—
Phippsia concinna (Th. Fries) Lindeb.	Хр	еаз	а	±	.	+	МТ	А	IIа	—
Festuca brachyphylla Schult. et Schult. f.	Хр	ц	аа	±	.	—	МТ	А	Iа	—
Festuca ovina L.	Ям	еаз	б	±	.	+	МТ	А	—	Iб
Festuca cryophilla Krcz. et Bobr.	Хр, Ям	ц	а	±	.	+	МТ	А	Iа	IIб
Eriophorum angustifolium Honck.	Хр, Ям	ц	бга	+	$В_2$	+	МТ	А	IIIб	IIб
Eriophorum russeolum Fries.	Хр, Ям	ц	га	+	$В_2$	+	МТ	А	Iб	Iб
Eriophorum scheuchzeri Hoppe	Хр, Ям	ц	аа	+	$В_2$	+	МТ	А	IIб	IIIв
Eriophorum vaginatum L.	Ям	ц	га	+	$В_2$	±	МТ	А	—	IIб
Carex aquatilis Wahl.	Ям	ц	б	±	$В_1$	+	МТ	А	—	Iа
Carex arctisibirica (Jurtz.) Czer.	Хр, Ям	еаз	а	+	.	+	МТ	О	Iб	IIIб
Carex chordorrhiza Ehrh.	Ям	ц	б	+	$В_2$	+	МТ	А	—	Iв
Carex globularis L.	Ям	еаз	б	+	$В_2$	+	МТ	А	—	Iб
Carex rariflora (Wahl.) Smith.	Ям	ц	а	+	$В_2$	+	МТ	А	—	Iа

Carex rotundata **Wahl.**	Ям	ц	а	+	В$_1$	+	МТ	А	—	IIб
Carex stans Drej	Хр, Ям	ц	а	+	В$_1$	+	МТ	А	IIб	Iв
Juncus arcticus Willd.	Хр	ц	аа	±	В$_2$	+	МТ	А	Iа	—
Juncus castaneus Smith.	Ям	ц	аа	±	В$_2$	+	МТ	А	—	Iа
Luzula confusa Lindb.	Ям	ц	аа	±	С$_2$	+	МТ	А	—	IIб
Luzula multiflora (Ehrh.) Lej.	Ям	ц	га	+	.	—	МТ	А	—	Iа
Luzula wahlenbergii Rupr.	Хр, Ям	ц	а	±	.	+	МТ	А	IIа	Iа
Tofieldia coccinea Rich.	Ям	с	аа	±	.	—	МТ	А	—	Iа
Veratrum lobelianum Bernh.	Ям	еаз	б	±	.	+	МТ	А	—	Iа
Salix lanata L.	Хр, Ям	ц	гаа	+	.	+	К	О	Iа	IIб
Salix nummularia Anderss.	Хр, Ям	с	аа	+	.	+	Кч	О	Iа	Iб
Salix phylicifolia L.	Ям	езапс	бга	+	.	+	К	О	—	IIб
Salix polaris Wahlenb.	Хр	еаз	аа	+	.	+	Кч	О	IIб	—
Salix reptans Rupr.	Хр	с	а	+	В$_2$	+	Кч	О	IIIа	—
Betula nana L.	Ям	амф	га	+	.	+	К-Кч	О	—	IIIа
Rumex arcticus Trautv.	Хр	с	а	+	.	—	МТ	А	IIIа	—
Rumex graminifolius Lamb.	Ям	еаз	а	—	С$_2$	—	МТ	А	—	Iа
Polygonum bistorta L.	Ям	еаз	б	+	.	+	МТ	А	—	Iа
Polygonum humifusum Pall. ex Ledeb.	Ям	еаз	га	—	.	—	1Т	А	—	Iа
Polygonum laxmannii Lepech.	Ям	с	га	—	С$_2$	—	МТ	А	—	Iа
Polygonum viviparum L.	Хр, Ям	ц	аа	+	.	+	МТ	А	IIа	Iа
Stellaria ciliatosepala Trautv.	Ям	с	а	±	.	—	МТ	А	—	Iа
Stellaria peduncularis Bunge	Хр	еаз	аа	±	.	—	МТ	А	IIа	—
Stellaria humifusa Rottb.	Хр	ц	а	±	.	—	МТ	А	Iа	—
Cerastium arvense L.	Хр, Ям	еаз	б	±	С$_2$	+	МТ	А	Iа	Iа
Dianthus repens Willd.	Ям	с	га	—	С$_2$	—	МТ	А	—	Iа
Caltha arctica R. Br.	Хр	с	а	±	В$_1$	+	МТ	А	Iа	—
Ranunculus borealis Trautv.	Хр	еаз	га	±	В$_2$	—	МТ	А	Iа	—
Ranunculus hyperboreus Rottb.	Хр, Ям	ц	а	±	В$_2$	+	МТ	А	IIб	Iб
Ranunculus lapponicus L.	Хр	ц	га	+	В$_2$	+	МТ	А	Iа	—
Ranunculus pygmaeus Wahlenb.	Хр, Ям	ц	а	—	В$_2$	—	МТ	А	Iа	Iа
Ranunculus nivalis L.	Хр	ц	а	±	В$_2$	—	МТ	А	Iа	—
Rorippa palustris (L.) Boiss.	Ям	ц	б	±	.	—	1Т	А	—	Iа
Parrya nudicaulis (L.) Boiss.	Хр	с	аа	+	.	+	Кч	О	Iа	—
Cochlearia arctica Schlecht.	Хр	ц	а	—	В$_2$	—	1, 2Т	А	Iа	—
Cochlearia groenlandica L.	Хр	ц	а	—	В$_2$	—	1, 2Т	А	IIа	—
Saxifraga cernua L.	Хр	ц	аа	±	.	+	МТ	А	IIIа	—
Saxifraga foliolosa R. Br.	Хр	ц	аа	+	В$_2$	+	МТ	А	IIа	—
Saxifraga hieracifolia Waldst. et Kit.	Хр	ц	аа	+	.	+	МТ	А	Iа	—
Chrysosplenium alternifolium L.	Хр, Ям	ц	б	±	В$_1$	—	1Т	А	Iб	Iа
Rubus arcticus L.	Ям	ц	б	+	.	+	МТ	О	—	Iв
Rubus chamaemorus L.	Хр, Ям	ц	га	+	В$_2$	+	МТ	О	Iа	Iб
Comarum palustre L.	Хр, Ям	еаз	б	±	В$_1$	+	МТ	А	Iа	Iб
Empetrum subholarcticum V. Vassil.	Ям	с	га	+	.	+	Кч	О	—	Iа
Viola biflora L.	Ям	еаз	аа	±	.	—	МТ	А	—	Iа
Chamerion angustifolium (L.) Scop.	Ям	ц	б	±	.	+	МТ	А	—	Iб

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Район нахождения	Географические группы		Отношение к субстратам		Способность к вегетативному размножению	Биоморфа	Отношение к антропогенному воздействию	Активность вида	
		долготная	широтная	задернованным	сухим и переувлажненным				Харасавэй	Ямбург
Epilobium palustre L.	Ям	ц	б	+	$В_2$	+	МТ	А	—	Iа
Pyrola minor L.	Ям	ц	б	±	.	—	МТ	О	—	Iб
Ledum palustre ssp. *decumbens* (Ait.) Hult.	Ям	ц	гаа	+	.	+	Кч	О	—	IIб
Andromeda polifolia ssp. *pumila* V. Vinogr.	Ям	ц	б	+	$В_2$	+	Кч	О	—	Iб
Arctous alpina (L.) Niedz.	Ям	ц	аа	+	.	+	Кч	О	—	Iб
Vaccinium uliginosum ssp. *microphyllum* (Lange) Tolm.	Ям	ц	гаа	+	.	+	Кч	О	—	IIа
Vaccinium vitis-idaea ssp. *minus* (Lodd.) Hult.	Ям	ц	а	±	$С_2$	+	Кч	О	—	IIа
Armeria maritima (Mill.) Willd.	Ям	ц	га	±	$С_2$	+	МТ	А	—	Iа
Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult.	Хр, Ям	ц	га	±	.	+	МТ	А	IIа	Iб
Polemonium boreale Adam.	Хр, Ям	с	а	±	$С_2$	+	МТ	А	Iб	Iа
Pedicularis labradorica Wirs.	Ям	с	га	+	.	—	МТ	А	—	Iа
Pedicularis sudetica Willd.	Хр, Ям	ц	аа	+	$В_2$	—	МТ	А	Iа	Iа
Valeriana capitata Pall.	Хр	ц	гаа	+	.	+	МТ	А	Iа	—
Campanula rotundifolia var. *linifolia* Korsch.	Ям	еаз	б	+	.	—	МТ	А	—	Iа
Tripleurospermum phaeocephalum (Rupr.) Pobed.	Хр, Ям	ц	а	±	.	—	2МТ	А	IIб	Iа
Tanacetum bipinnatum (L.) Sch. Bip.	Хр, Ям	ц	га	+	.	+	МТ	А	Iа	Iб
Artemisia borealis Pall.	Хр	с	га	±	$С_2$	+	МТ	А	Iа	—
Artemisia tilesii Ledeb.	Ям	с	а	±	.	+	МТ	А	—	Iв
Nardosmia frigida (L.) Hook.	Хр, Ям	ц	га	±	$В_2$	+	МТ	А	Iа	Iа
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.	Хр	с	а	+	.	—	МТ	А	IIа	—
Senecio congestus (R. Br.) DC.	Хр, Ям	ц	а	±	$В_2$	—	1, 2Т	А	IIб	IIIб

Примечание. Географические группы: а — арктические виды; аа — арктоальпийские; га — гипоарктические; гаа — гипоарктоальпийские; б — бореальные; бга — бореально-гипоарктические; ц — циркумполярные; езапс — евроазиатско-западноамериканские; амф — амфиатлантические; еаз — евроазиатские; с — сибирские, в том числе азиатскоамериканские виды. Отношение к задернованным субстратам: «+» — растения, характерные для сомкнутых группировок; «—» — для несомкнутых; «±» — обычные для сомкнутых и несомкнутых. Отношение к сухим и переувлажненным субстратам: $С_1$ — растения, встречающиеся только на сухих местообитаниях; $С_2$ — сравнительно обычные на среднеувлажненных местообитаниях, но предпочитающие дренированные; $В_1$ — встречаются только на переувлажненных местообитаниях; $В_2$ — сравнительно обычны на среднеувлажненных местообитаниях, но предпочитают переувлажненные; «.» — характерны для среднеувлажненных местообитаний (криомезофиты), а также виды с широкой амплитудой. Биоморфа: МТ — многолетние травянистые растения; 1Т — однолетние травянистые растения. 1, 2Т — одно-двулетние травянистые растения; 2МТ — дву- многолетние травянистые растения; К — кустарники; Кч — кустарнички. Способность вида к вегетативному размножению: «+» — виды, способные размножаться вегетативно. Отношение к антропогенному воздействию: А — апофиты, О — остаточные виды.

условно. Примером может служить *Carex arctisibirica*, которая по своему происхождению является остаточным видом, но хорошо восстанавливается на нарушенных участках, т. е. становится апофитом. Встреченные представители рода *Salix* также являются вначале остаточными видами, но со временем (в среднем через 8—10 лет) появляются всходы и ивы могут активно участвовать в более поздних стадиях зарастания. Тем не менее в любом случае сохранение остаточных видов зависит в основном только от стечения обстоятельств (в конечном счете от интенсивности техногенной нагрузки).

Виды — апофиты — можно условно назвать антропофильным ядром парциальных флор нарушенных участков. Ниже мы будем рассматривать только те антропофильные виды, которые представляют наибольший интерес для выяснения формирования растительного покрова на нарушенных участках. Соотношение широтных и долготных географических групп антропофильных видов парциальных флор нарушенных участков Харасавэя приведено в табл. 2, гипоарктоальпийские виды включены в группу гипоарктических, бореально-гипоарктические — в группу бореальных, амфиатлантические — в группу циркумполярных.

ТАБЛИЦА 2

Соотношение широтных и долготных географических групп антропофильных видов в парциальных флорах нарушенных участков в районе Харасавэя

	Циркумполярная		Евроазиатская		Сибирская		Всего антропофильных видов	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Арктическая	17	34.7	1	2	5	10.2	23	46.9
Арктоальпийская	10	20.5	2	4.1	—	—	12	24.6
Гипоарктическая	7	14.3	1	2	1	2	9	18.3
Бореальная	3	6.1	2	4.1	—	—	5	10.2
Всего	37	75.6	6	12.2	6	12.2	49	100

Примечание. А — число видов, Б — число видов относительно общего числа антропофильных видов (%).

На нарушенных участках в районе Харасавэя наиболее распространены арктические виды, составляющие 46.9 % всех антропофильных видов. Наибольшее участие в естественном зарастании принимают виды с циркумполярным распространением (75.6 %).

Соотношение географических групп антропофильных видов в районе Ямбурга приведено в табл. 3.

Вследствие того что район Ямбурга расположен в подзоне южных гипоарктических тундр, на нарушенных участках часто встречаются бореальные виды (27.3 %), но большинство видов антропофильного ядра флоры относится к арктическим и гипоарктическим группам (совместно 54.5 %). Наибольшее участие в естественном зарастании принимают виды с циркумполярным распространением (63.6 %).

Таким образом, по таксономическому составу и распределению географических элементов антропофильные части парциальных флор нарушенных участков имеют определенную зональность и сходство с естественными арктическими и гипоарктическими флорами.

ТАБЛИЦА 3

Соотношение широтных и долготных географических групп антропофильных видов в парциальных флорах нарушенных участков в районе Ямбурга

	Циркумполярная		Евразиатская		Сибирская		Всего антропофильных видов	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Арктическая	12	21.8	1	1.8	4	7.3	17	30.9
Арктоальпийская	6	10.9	3	5.5	1	1.8	10	18.2
Гипоарктическая	8	14.5	1	1.8	4	7.3	13	23.6
Бореальная	9	16.4	6	10.9	—	—	15	27.3
Всего	35	63.6	11	20	9	16.4	55	100

Примечание. Обозначения те же, что и в табл. 2.

Сходство состава семейств полных парциальных флор[1] обоих районов составляет 73, родов — 70 %. Различие флор заключается в присутствии в парциальных флорах Харасавэя родов *Alopecurus*, *Dupontia*, *Phippsia*, *Caltha*, *Cochlearia*, *Saxifraga*, *Parrya*, *Valeriana*. Из этих отсутствующих во флоре Ямбурга родов 4 представлены арктическими, 3 — арктоальпийскими видами. С другой стороны, на нарушенных участках в районе Ямбурга встречаются отсутствующие в парциальных флорах (того же типа) Харасавэя *Lycopodium*, *Hierochloë*, *Tofieldia*, *Viola*, *Epilobium*, *Chamerion*, *Pyrola*, *Armeria*, *Campanula*, *Dianthus*, *Rorippa*, *Empetrum*, *Veratrum*, *Berula*, *Ledum*, *Andromeda*, *Arctous*, *Vaccinium*. Эти роды представлены 7 бореальными, 6 гипоарктическими и 6 арктоальпийскими видами. Общими для изученных полных парциальных флор Ямбурга и Харасавэя являются 28 видов; общность видового состава — 44.4 %.

Важной характеристикой видов является их парциальная активность (Юрцев, 1982). Основываясь на общих понятиях активности вида, предложенных Юрцевым (1968), одним из выражений парциальной активности вида можно считать ступени активности — комбинации значений встречаемости вида на нарушенных участках и среднего проективного покрытия вида на участках, где этот вид встречается, аналогично 5-балльной шкале активности, предложенной А. В. Галаниным (1980). В настоящей работе мы используем 9 ступеней парциальной активности. Градации встречаемости: I — вид встречается спорадически; II — вид встречается довольно часто; III — вид широко распространен. Градации проективного покрытия: а — среднее покрытие вида крайне мало; б — покрытие сравнительно велико; в — высокое покрытие. Наиболее активно в естественном зарастании участвуют виды со ступенями активности IIв, IIIв, виды ступеней Iа, Iб являются чаще всего остаточными.

Среди антропофильных видов преобладают многолетние травянистые растения (табл. 1), они составляют в районе Ямбурга 93, в районе Харасавэя — 92 %; в изученных парциальных флорах остальные виды являются одно-двулетними травянистыми растениями. Практически все кустарники и кустарнички являются остаточными видами. Характерная черта антропофильных видов — их способность к вегетативному размножению, что дает им дополнительные возможности для расселения. В районе Ямбурга вегетативным размножением обладают 65, в районе Харасавэя — 69 % видов.

---

[1] Коэффициент общности флор (Съёренсена—Чекановского): $K_c = \frac{2c}{a+b} 100\%$, где a и b — число семейств, родов или видов сравниваемых флор; c — число общих семейств, родов или видов.

По признаку приуроченности к сомкнутым или открытым группировкам все виды, в частности и антропофильные, можно разделить на 3 группы (Юрцев, 1968). Растения открытых группировок не имеют большого значения в антропофильных частях парциальных флор нарушенных местообитаний. В районе Ямбурга они составляют 11, в районе Харасавэя — 5 %. Наибольшее значение имеют виды с широкой амплитудой, т. е. растения, обычные как в сомкнутых, так и в открытых группировках. В районе Ямбурга такие виды составляют 49, в районе Харасавэя — 50 %. Виды сомкнутых сообществ составляют в районе Ямбурга 40, в районе Харасавэя — 45 %.

Об отношении растений к режиму увлажнения мы судим лишь на основании полевых наблюдений за распределением видов в естественной тундре и отказываемся от рассмотрения в этом разделе наиболее многочисленной группы видов, характерной для среднеувлажненных местообитаний (криомезофитов, по терминологии Б. А. Тихомирова (1963)), так как в нее попадают и виды с очень широкой экологической амплитудой (Юрцев, 1968). Используя принцип выделения групп, предложенный Юрцевым (1968), получаем 4 группы (табл. 1). По мере продвижения на север в антропофильном ядре флор нарушенных участков происходит уменьшение значения криоксерофитов и увеличение роли криогигрофитов. В обеих флорах большую роль играют виды с широким диапазоном по отношению к увлажнению (группы B_2, C_2), составляющие в районе Ямбурга 44, в районе Харасавэя 47 %. В антропофильной фракции обеих флор снижение роли криоксерофитов определяется, скорее всего, специфическими условиями антропогенного воздействия на многолетнемерзлые породы. В случае затрудненного плоскостного стока и в связи с большим протаиванием сезонноталого слоя, опусканием кровли многолетнемерзлых пород часто на нарушенных участках увлажнение увеличивается по сравнению с окружающей естественной тундрой.

Данные, приведенные в работах Е. В. Дорогостайской (1972), О. А. Дружининой (1985), А. А. Коробкова (1985) и других, позволяют предполагать, что парциальные флоры нарушенных участков на Крайнем Севере формируются в основном за счет аборигенных видов, чаще всего с циркумполярным распространением. Эта особенность антропофильной фракции парциальных флор нарушенных территорий, иногда довольно сильно различающихся между собой по климатическим условиям, но расположенных в тундровой зоне, позволяет утверждать, что восстановление растительного покрова на нарушенных участках тундры можно проводить по единой схеме. Наиболее перспективными в работах по рекультивации представляются те антропофильные виды, которые активнее участвуют в естественном зарастании нарушенных территорий (с наибольшей ступенью активности).

В заключение выражаю искреннюю признательность Б. А. Юрцеву, О. В. Ребристой и В. Р. Филину, оказавшим всестороннюю помощь при проведении данной работы, а также Е. Г. Бызовой и Е. А. Вахрамеевой, которые принимали участие в полевых работах 1982 и 1983 гг.

ЛИТЕРАТУРА

Галанин А. В. Флора и растительность Усть-Чаунского биологического стационара (Западная Чукотка). — Бот. журн., 1980, т. 65, № 9, с. 1174—1187. — *Дорогостайская Е. В.* Сорные растения Крайнего Севера СССР. Л.: Наука, 1972. 172 с. — *Дружинина О. А.* Динамика растительности в районах интенсивного освоения Крайнего Севера. — В кн.: Сообщества Крайнего Севера и человек. М.: Наука, 1985, с. 205—231. — *Коробков А. А.* Видовой состав растений на сильно нарушенных участках в бассейне Анадыря. — Там же, с. 231—344. — *Ребристая О. В.* Флора востока Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1977. 334 с. — *Тихомиров Б. А.* Очерки по биологии растений Арктики. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 154 с. — *Юрцев Б. А.* Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л.: Наука, 1968. 235 с. — *Юрцев Б. А.* Флора как природная система. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1982, т. 87, вып. 4, с. 3—22. — *Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В.* Флористическое ограничение и разделение Арктики. — В кн.: Арктическая флористическая область. Л.: Наука, 1978, с. 9—104.

Игарская научно-исследовательская
мерзлотная станция СО АН СССР.

Получено 26 IX 1987

УДК 581.524.(234.86)

Бот. журн., т. 73, № 8

Я. П. Дидух

АНАЛИЗ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ГОРНОГО КРЫМА

Ya. P. DIDUKH. ANALYSIS OF THE ECOLOGO-COENOTICAL DIFFERENTIATION OF THE PLANT COVER OF THE MOUNTAIN CRIMEA

Дается представление об эколого-ценотической дифференциации растительного покрова, одним из способов отражения которой является построение ординационных матриц. Анализируется характер распределения на матрицах лесных, томиллярных, степных, луговых и саванноидных сообществ Горного Крыма, что позволило определить зависимость такого распределения в первую очередь от характера строения ценозов. В направлении от травянистых к лесным сообществам уменьшается роль влияния внешних экологических факторов и возрастает значимость фитосреды. Матрица характеризуется значительными прогностическими возможностями.

Дифференциация растительного покрова понимается нами как результат разделения его на элементы (фитоценозы, ценопопуляции). Такие элементы по-разному организованы в системе, в связи с этим способ их организации по определенным свойствам отражает структуру растительного покрова. Например, распределение фитоценозов в пространстве определяет территориальную структуру, соотношение типологических единиц растительности (синтаксонов) — эколого-ценотическую структуру, разнообразие по флористическому составу ценофлор — флористическую структуру и т. д.

Таким образом, эколого-ценотическая структура растительного покрова отражается через типизацию фитоценозов. Эта типизация по степени разнообразия, отличия и сходства выходит на операцию классификации, а их изменение по отношению к определенному фактору либо группе внешних или внутренних факторов — операцию ординации растительности. Не касаясь в данной статье теоретических вопросов классификации и ординации, не ставя задач разработки классификационной системы растительности, остановимся лишь на результатах собственно анализа эколого-ценотической дифференциации растительного покрова Горного Крыма. С этой целью была проведена ранжировка сообществ в определенной системе координат. Известно, что такая ранжировка, проведенная по внешнему признаку — изменению экологического фактора — либо внутреннему — изменению сообществ по отношению друг к другу, — относится к операции ординации. Существует множество методов ординации, применяемых в геоботанике (Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969; Миркин, Розенберг, 1978, и др.).

Обычно с целью упорядочения сообществ устанавливается направление изменения главных одного или нескольких факторов, определяются «полюсные», крайние по этому фактору, сообщества и по отношению к ним ранжируются остальные. Однако при ординации сообществ можно поставить и обратную задачу — попытаться ранжировать их на основе сходства внутренних биологических (фитоценотических) свойств и затем объяснить, какими факторами определяется изменение этих свойств. С этой целью нами был предложен такой способ ранжировки сообществ «изнутри», в основе которого лежит метод Чекановского (Макаревич, 1971). Объектом сравнения являлся не весь флористический состав, а лишь доминирующие виды. По вертикали (оси ординат) записывался главный доминант, определяющий формацию, а по горизонтали (оси абсцисс) — содоминант, определяющий ассоциацию либо ее вариант. Следующий этап заключается в упорядочении столбцов по отношению друг к другу путем перемещения их по вертикали и горизонтали таким образом, чтобы соседние столбцы были более сходны по набору доминантов, чем расположенные далее. При этом сходство должно выдерживаться в определенной последовательности смены доминантов. Цель этой операции заключается в построении наиболее целостного, компактного изображения, при котором достигается максимальное сходство между соседними столбцами. Появление нового или исключение определенного доминанта ведет к изменению их последовательности.

В качестве объектов мы взяли основные формации растительности Горного Крыма. С этой целью использованы более 2500 геоботанических описаний, данные геоботанических профилей, карт, в которых фиксировались лишь доминирующие виды, многочисленные литературные источники (Чернова, 1951; Привалова, 1956, 1958; Шеляг-Сосонко, Дідух, 1975; Дідух, 1981; Дидух, Шеляг-Сосонко, 1982; Шеляг-Сосонко и др., 1985, и др.). Лесные сообщества ординировались путем ранжировки по оси ординат доминантов древесного яруса, а по оси абсцисс — кустарникового и травяного (табл. 1). На основе эколого-ценотической амплитуды доминантов вслед за С. Я. Соколовым (1947), В. С. Порфирьевым (1960), К. А. Малиновским (1980) устанавливали циклы и серии. Серии мы выделяли на основе доминантов в пределах формаций, а циклы — на основе объединения серий в пределах всех сообществ данного региона. Несмотря на отсутствие количественных показателей экологических признаков и субъективность размещения видов вдоль осей, данный способ ординации позволяет достаточно точно определить место каждого доминанта. Так, ранжировка сообществ вдоль диагонали ведет к расположению доминантов по осям координат таким способом, что их смена отражает определенные закономерности действия экологических факторов.

Полученный ряд по оси ординат от формации Alneta glutinosae до Pineta pityusae, а по оси абсцисс соответственно циклов от Urticosa dioicae до Achnatherosa bromoidis и от Taxosa baccatae до Coronillosa emeroidis свидетельствует о том, что внешним ведущим фактором эколого-ценотической дифференциации синтаксонов служит смена гумидно-аридных показателей (гидротермического режима) экотопов, которая в целом хотя и зависит от возрастания высоты над уровнем моря, но, судя по положению формации среднего лесного пояса Alneta glutinosae в конце ряда, иногда не подчиняется этой зависимости. Сообщества в целом и отдельные доминанты хвойных лесов в ряду гидротермического режима занимают положение на порядок ниже, чем лиственных лесов данного пояса, и по составу ассоциаций плохо вписываются в общие закономерности смен лесов, что свидетельствует об их фитоценотической специфике. Наибольшей вариабельностью и широтой эдификаторной амплитуды характеризуется цикл Quercetosa pubescentis, включающий гемиксерофитные сообщества формации Quercеta pubescentis и ряд сообществ смежных формаций. Из числа кустарников наибольшей амплитудой отличается цикл Cornosa, так как мезофитный *Cornus mas* L. доминирует в лесах от свежих ($Д_2$) экотопов формации Quercеta pubescentis до сырых ($Д_4$) формации Alneta glutinosae. Несколько у́же амплитуда у Cotinetosa coggygriae и Coryletosa avellanae, а циклы ксерофильных кустарников и Taxidosa baccatae чрезвычайно узки.

Более полная картина эколого-ценотической дифференциации лесной растительности представлена на матрице распределения серий травянистых видов,

ТАБЛИЦА 1

Ординационная матрица лесных сообществ Горного Крыма

Формация	Серия																																	
	Achnatherosa bromoidis	Elytrigiosa nodosae	Phryganoidosa	Festucosa valesiacae	Poosa sterilis	Brachypodiosa rupestris	Caricosa halleranae	Caricosa cuspidatae	Luzulosa forsteri	Caricosa tomentosae	Lithospermosa purpureo-caerulei	Caricosa humilis	Laserosa trilobi	Convallariosa majalis	Lathyrosa aurii	Ranunculosa constantinopolitani	Physospermosa cornubiensi	Mercurialidosa perennis	Dentariosa quinquefoliae	Asperulosa odoratae	Polygonatosa multiflori	Dryopteridosa filicis-maris	Urticosa dioicae	Coronillosa emeroidis	Cistosa taurici	Jasminosa fruticantis	Paliurosa spinae-christi	Juniperosa oxycedri	Ruscosa pontici	Cotinosa coggygriae	Cornosa maris	Corylosa avellanae	Juniperosa hemisphaericae	Taxosa baccatae
Pineta pityusae	×	×																																
Arbuteta andrachnis	×	×																						×	×									
Pistacieta muticae	×	×	×		×																					×	×							
Junipereta excelsae	×	×	×	×	×	×	×	×																×	×	×		×						
Querceta pubescentis	×	×		×	×	×	×	×	×	×	×						×	×									×	×	×	×	×	×		
Carpineta orientalis		×			×	×	×	×	×	×	×			×			×	×											×		×			
Pineta pallasianae					×	×						×	×	×			×											×		×				
Querceta petraeae					×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×										×	×	×		
Pineta kochianae						×						×	×																	×			×	
Carpineta betuli											×		×	×		×	×	×	×	×	×									×	×	×		
Fraxineta excelsioris													×		×	×	×	×	×	×	×										×	×		
Fageta sylvaticae												×						×	×	×		×											×	
Acereta stevenii																	×	×	×	×		×									×			
Alneta glutinosae																	×	×					×								×	×		

которые являются более чувствительными индикаторами к воздействию как внешних условий, так и специфики фитосреды, чем кустарники. При этом также подтверждается широкая амплитуда доминантов лесов нижнего пояса растительности Querceta pubescentis и Carpineta orientalis, в составе которых на южном макросклоне доминируют субсредиземноморские ксерофильные виды: *Achnatherum bromoides* (L.) Beauv., *Elytrigia nodosa* (Nevski) Nevski, *Poa sterilis* Bieb., *Brachypodium rupestre* (Host.) Roem. et Schult., а на северном — неморальные мезофиты *Physospermum cornubiense* (L.) DC., *Mercurialis perennis* L. Последние 2 вида характеризуются наиболее широкой эколого-ценотической амплитудой в лесах, встречаясь от нижнего до верхнего пояса. В отличие от травянистых типов в составе этого типа растительности отсутствуют доминанты, которые пронизывали бы все формации. Это свидетельствует о том, что важнейшее значение в формировании и распределении сообществ играет средообразующая роль древесных эдификаторов, определяющих подбор травянистых патиентов. Если оптимум эдификаторов древесных пород расположен в центральной части матрицы, то оптимум травянистых резко сдвинут вправо. Объяснить такое распределение можно тем, что набор ксерофитных травянистых доминантов характеризуется бо́льшим разнообразием, чем мезофитных, состав которых беднее. На основании этого можно предположить, что, с одной стороны, роль влияния фитосреды снижается в направлении от мезофитных к ксерофитным сообществам, а с другой — эколого-ценотическая дифференциация растительного покрова возрастает в этом направлении. Такой вывод имеет немаловажное значение для понимания тенденций исторического развития растительности.

Травянистая растительность в Крыму представлена четырьмя типами (томиллярами, степями, лугами и саванноидами). Ординационная матрица этой растительности построена несколько иным путем. На оси ординат дана ранжировка формаций по типам растительности, а на оси абсцисс — их доминантов и содоминантов, отражающих серии и циклы. Положение основных формаций и доминантов в составе травянистых типов растительности в целом отражено в табл. 2, а их полный состав в каждом из четырех типов — в табл. 3—6. Как видно из матрицы (табл. 2), хотя на ней и имеются достаточно густые скопления, в целом границы синтаксонов непрерывны. Расположение сообществ вдоль диагонали также отражает изменение по осям координат формаций и доминантов в гумидно-аридном направлении, обусловленном изменением гидротермического режима экотопов. В пределах отдельных типов растительности эти закономерности выдерживаются лишь для степей. Сообщества других типов образуют скопления в одном из углов матрицы, что свидетельствует о более или менее сходных потребностях доминантов к показателям гидротермического режима. Существенную роль в их распределении играют другие экологические факторы, а также внутренние биологические взаимоотношения между растениями, обладающими более слабой, чем эдификаторы лесов, средообразующей ролью, что уравновешивает их конкурентные возможности. Как видно из матрицы, наиболее широкой амплитудой обладает цикл Festucosa valesiacae, включающий сообщества от лугового типа до степей, томилляров и даже саванноидов. Весьма широкая амплитуда циклов Thymosa callierii, Teucriosa chamaedryis, несколько у́же Bromopsidosa cappadocicae, Filipendulosa vulgaris, Thymosa taurici, Helianthemosa stevenii и других — растений ксеротического и мезоксеротического облика, которые в условиях умеренного антропогенного воздействия характеризуются процветающей активностью. Это свидетельствует о том, что в настоящее время наблюдается тенденция развития травянистых сообществ также в сторону ксерофитизации, чему в немалой степени способствует влияние антропогенного фактора.

Построение матриц для каждого типа растительности в отдельности дает уточненное представление о закономерностях эколого-ценотической дифферен-

ТАБЛИЦА 2

Ординационная матрица распределения луговых, степных, томиллярных и саванноидных сообществ Горного Крыма

	Формация	Серия																																					
		Trifoliosa repentis	Alchemillosa	Festucosa pratensis	Geraniosa sanguinei	Brizedosa elatioris	Dactylosa glomeratae	Agrostidosa giganteae	Poosa pratensis	Brachypodiosa pinnati	Filipendulosa vulgaris	Festucosa pratensis	Thymosa callierii	Teucriosa chamaedryis	Helianthemosa stevenii	Thymosa taurici	Bromopsidosa cappadocicae	Thymosa hirsuti	Caricosa humilis	Medicagosa falcatae	Teucriosa jailae	Genistosa scythicae	Stiposa lithophilae	S. pulcherrimae	S. tirsae	S. lessingianae	Agropyrosa pectinati	Asphodelinosa	Botriochlosa ischaemi	Cleistogenosa serotini	Stiposa capillatae	Elytrigiosa nodosae	Poosa sterilis	Linosyrosa villosae	Stiposa ponticae	Aegilopsosa triuncialis	Hordeosa leporini	Taeniatherosa criniti	Anisanthosa sterilis
Луга	Sieglingieta decumbentis	×	×	×							×																												
	Arrhenathereta elatioris	×	×			×	×																																
	Agrostideta giganteae	×	×	×			×	×	×		×																												
	Dactyleta glomeratae		×	×	×	×	×	×	×		×																												
	Alchemilleta		×	×	×			×	×	×	×																												
	Elytrigieta repentis	×	×	×	×			×			×	×																											
	Brachypodieta pinnati	×	×	×	×				×	×	×	×																											
	Festuceta pratensis	×	×	×	×	×	×	×	×		×						×																						
	Poeta pratensis	×	×	×	×	×			×	×	×	×	×	×			×	×	×																				
	Brizeta elatioris	×	×	×	×	×	×	×	×		×	×	×	×						×																			
Степи	Cariceta humilis		×		×		×			×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×		×													
	Festuceta valesiacae		×	×	×	×	×		×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×		×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×			
	Bromopsideta cappodocicae			×	×	×	×		×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×		×	×	×	×	×								×				
	Stipeta lithophilae											×	×		×	×			×			×	×																
	Elytrigieta strigosae				×							×	×	×		×	×	×			×																		
	Stipeta pulcherrimae										×	×	×	×	×				×					×	×														

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

	Формация	Серия																																					
		Trifoliosa repentis	Alchemillosa	Festucosa pratensis	Geraniosa sanguinei	Brizedosa elatioris	Dactylosa glomeratae	Agrostidosa giganteae	Poosa pratensis	Brachypodiosa pinnati	Filipendulosa vulgaris	Festucosa pratensis	Thymosa callierii	Teucriosa chamaedryis	Helianthemosa stevenii	Thymosa taurici	Bromopsidosa cappadocicae	Thymosa hirsuti	Caricosa humilis	Medicagosa falcatae	Teucriosa jailae	Genistosa scythicae	Stiposa lithophilae	S. pulcherrimae	S. tirsae	S. lessingianae	Agropyrosa pectinati	Asphodelinosa	Botriochlosa ischaemi	Cleistogenosa serotini	Stiposa capillatae	Elytrigiosa nodosae	Poosa sterilis	Linosyrosa villosae	Stiposa ponticae	Aegilopsosa triuncialis	Hordeosa leporini	Taeniatherosa criniti	Anisanthosa sterilis
Степи	S. tirsae										×	×	×	×	×	×			×						×				×										
	S. lessingianae											×	×	×	×	×	×		×	×					×	×							×	×	×				
	S. ponticae								×		×	×	×	×	×					×						×		×	×		×		×		×	×			
	Elytrigieta trichophorae								×		×	×		×												×				×	×								
	Botriochloeta ischaemi											×	×	×															×	×			×			×			
	Agropyreta pectinati											×	×	×													×		×	×		×		×					
	Elytrigieta nodosae											×	×														×		×	×		×				×			
Томилляры	Thymeeta											×	×	×	×	×	×	×	×		×	×	×		×		×	×	×										
	Helianthemeta stevenii											×	×	×	×	×	×	×	×		×		×				×	×											
	Teucrieta chamaedryis											×	×	×	×	×	×	×				×						×											
	Asphodelineta											×	×	×	×	×	×				×								×										
	Teucrieta jailae												×		×	×	×	×																					
Саванноиды	Aegilopseta triuncialis											×																						×	×	×	×	×	×
	Hordeeta bulbosi																																			×			×
	H. leporini											×																								×	×	×	×
	Anisantheta																																			×	×	×	×
	Taeniathereta criniti																																			×	×	×	

ТАБЛИЦА 3

Ординационная матрица томилляров Горного Крыма

Формация	Серия																						
	Helianthemosa stevenii	Teucriosa chamaedryis	Bromopsidosa cappadocicae	Thymosa callieri	Thymosa taurici	Thymosa hirsuti	Genistosa albidae	Festucosa valesiacae	Botriochlosa ischaemi	Asphodelinosa tauricae	Agropyrosa pectinati	Fumanosa procumbentis	Teucriosa jailae	Jurineosa stoechadifoliae	Caricosa humilis	Elytrigiosa intermediae	Convolvulosa taurici	Artemisiosa caucasicae	Stiposa tirsae	Anthemisiosa sterilis	Asphodelinosa luteae	Teucriosa polii	Cytisosa polytrichi
Thymeeta	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×		
Helianthemeta stevenii	×	×	×	×	×	×	×	×		×	×	×	×	×	×	×	×						
Teucrieta chamaedryis	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×												
Asphodelineta	×	×	×	×	×			×	×			×						×				×	
Teucrieta jailae	×		×	×	×	×	×						×										×
Genisteta albidae	×	×	×										×										
Artemisieta caucasicae	×	×								×													
Jurineeta stoechadifoliae	×	×		×							×			×									
Teucrieta polii		×						×							×							×	
Saturejeta tauricae	×							×															
Medicageta rupestris	×							×															

циации сообществ. Так, ординационная матрица томилляров (табл. 3) показывает, что ведущим внешним фактором, хотя и слабовыраженным, определяющим последовательность ранжирования формаций, является изменение степени щебнистости и мощности почв. В зависимости от нарастания последнего фактора формации образуют ряд от стенотопных Medicageta rupestris и Saturejeta tauricae, встречающихся в Крыму лишь в предгорьях в Белогорском геоботаническом районе, до гемиэвритопных Helianthemeta stevenii и Thymeeta. Последнюю формируют 3 вида — *Thymus callieri* Borb. ex Velen., *Th. tauricus* Klok. et Shost., *Th. hirsutus* Bieb., — амплитуды которых не совпадают, а у двух последних видов смещены в сторону сообществ, приуроченных к яйлам. Анализ ранжировки сообществ показал, что в томиллярах наибольшей амплитудой отличается серия Helianthemosa stevenii, охватывающая практически все формации этого типа растительности, более узкой — Teucriosa chamaedryis и степная Festucosa valesiacae. Однако четкой зависимости в распределении серий по отношению к изменению какого-либо внешнего фактора не просматривается. Это свидетельствует о том, что в формировании и распределении сообществ томилляров ведущую роль играют конкретные взаимодействия между видами, обладающими в отличие от лесных примерно одинаковой и весьма слабой средообразующей ролью. В природе это ведет к мозаичному распределению сообществ, что является характерной чертой структуры томилляров.

Ординационная матрица степей (табл. 4) отличается от предыдущей как по своему физиономическому облику, так и по характеру ранжировки сообществ. Последняя заключается в том, что распределение формаций и серий образует ряд от предгорных (*Elytrigia elongata* (Host) Nevski, *Jurinea stoechadifolia* (Bieb.) DC.) до яйлинских степей (*Stipa lithophila* P. Smirn., *Asperula caespitans* Juz.), характеризующихся специфическими видами, формирующими отдельные плеяды, отражающие высотное изменение этого типа растительности, что имеет немаловажное значение в установлении поясности Горного Крыма. При этом центральной осью, отделяющей первую плеяду от второй, служит

ТАБЛИЦА 4

Ординационная матрица степных сообществ Горного Крыма

Формация	Серия																																								
	Asperulosa caespitantis	Genistosa albidae	Alchemillosa	Helianthemosa orientalis	Festucosa pratensis	Brizedosa elatioris	Alopecurosa vaginati	Caricosa michelii	Onobrychidosa jailae	Brachypodiosa pinnati	Koeleriosa brevis	Stiposa lithophilae	Trifoliosa alpestris	Galiosa veri	Caricosa caryophylleae	Stiposa pulcherrimae	Geraniosa sanguinei	Teucriosa jailae	Thymosa hirsuti	Bromopsidosa cappadocicae	Stiposa tirsae	Caricosa humilis	Thymosa taurici	Helianthemosa stevenii	Teucriosa chamaedryis	Thymosa callieri	Festucosa valesiacae	Filipendulosa vulgaris	Agropyrosa pectinati	Medicagosa falcatae	Stiposa lessingianae	Botriochlosa ischaemi	Poosa sterilis	Elytrigiosa nodosae	Stiposa capillatae	Asphodelinosa	Linosyrosa villosae	Aegilopsosa	Poosa angustifoliae	Stiposa ponticae	Koeleriosa gracilis	Jurineosa stoechadifoliae
Stipeta lithophilae		×										×										×	×	×		×	×															
Elytrigieta strigosae																	×	×	×	×			×		×	×	×															
Stipeta pulcherrimae																×					×	×		×	×	×	×	×														
Stipeta tirsae													×	×	×						×	×	×	×	×	×	×	×				×										
Cariceta humilis	×	×	×	×				×	×	×	×	×	×	×		×	×	×	×	×		×	×	×	×	×	×	×		×	×											
Festuceta valesiacae			×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	
Bromopsideta cappadocicae					×	×	×	×	×	×					×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×					×			×	×		
Stipeta lessingianae																				×	×	×	×	×	×	×	×			×	×		×				×			×		
Stipeta ponticae																								×	×	×	×	×		×	×	×	×		×	×		×	×	×	×	×
Elytrigieta trichophorae																									×		×	×			×				×				×			
Botriochloeta ischaemi																									×	×	×					×	×	×				×				
Agropyreta pontici																									×	×	×		×			×		×			×					
Elytrigieta nodosae																									×	×	×		×			×		×				×				
Cleistogeneta serotini																										×	×		×													
Stipeta capillatae																										×	×				×				×							
Koeleria lobatae																										×							×			×						
Stipeta ucrainicae																											×															
Elytrigieta elongatae																											×		×													

ТАБЛИЦА 5

Ординационная матрица распределения луговых сообществ Горного Крыма

Формация	Серия																											
	Filipendulosa vulgaris	Trifoliosa pratensis	Alchemillosa	Festucosa pratensis	Poosa pratensis	Geraniosa sanguinei	Agrostidosa giganteae	Dactylosa glomeratae	Festucosa valesiacae	Brachypodiosa pinnati	Bromopsidosa cappadocicae	Brizedosa elatioris	Galiosa veri	Leucanthemosa vulgaris	Thymosa callieri	Teucriosa chamaedryis	Caricosa humilis	Cynosurosa cristati	Ranunculosa oreophili	Thymosa hirsuti	Plantaginosa mediae	Medicagosa falcatae	Elytrigiosa repentis	Calamagrostidosa epigei	Arrhenatherosa elatii	Helictotrichosa compressi	Phleosa pratensis	Helianthemosa orientalis
Brizeta elatioris	×	×	×	×	×	×			×		×	×	×	×	×	×	×	×	×	×								
Poeta pratensis	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×		×	×		×	×					×	×						
Festuceta pratensis	×	×	×	×	×	×	×	×			×	×	×	×							×		×	×				
Alchemilleta	×	×	×	×	×	×	×		×	×	×														×			
Brachypodieta pinnati	×	×	×	×	×	×			×	×																×	×	
Elytrigieta repentis	×	×	×	×		×	×		×														×					×
Dactyleta glomeratae	×		×	×	×	×	×	×				×																
Agrostideta giganteae	×	×		×	×		×	×															×					
Sieglingieta decumbentis	×	×	×	×																								
Arrhenathereta elatii		×	×					×				×													×			
Phleeta pratensis	×					×			×																		×	

ТАБЛИЦА 6

Ординационная матрица саванноидов Горного Крыма

Формация	Серия												
	Psoraleosa bituminosae	Viciosa bithynicae	Vulpiosa ciliatae	Hordeosa bulbosi	Aegilopsidosa triuncialis	Hordeosa leporini	Taeniatherosa criniti	Haynaldiosa villosae	Anisanthosa tectori	Poteriosa polygami	Festucosa valesiacae	Stiposa ponticae	Linosyrosa villosae
Hordeeta bulbosi	×	×	×	×	×	×			×				
Aegilopseta triuncialis					×	×	×	×	×	×	×	×	×
Hordeeta leporini					×	×	×	×	×	×	×		
Haynaldieta villosae					×	×	×	×	×				
Anisantheta tectori					×	×	×	×	×				
Taeniathereta criniti					×	×	×	×				×	
Aveneta ludovicianae					×	×							

формация Festuceta valesiacae, отличающаяся наиболее широкой эколого-ценотической амплитудой и в определенной степени отражающая закономерности дифференциации степной растительности Горного Крыма в целом.

Ранжирование сообществ лугов дало картину, сходную с таковой для томилляров, т. е. скопление их в левом верхнем углу матрицы (табл. 5). Большое перекрытие эколого-ценотических амплитуд доминирующих видов отражает континуальность границ между сообществами формаций и свидетельствует об отсутствии экологической и ценотической специфики последних. Характер соотношений между луговыми ценозами обусловлен комплексом факторов, среди которых в Горном Крыму весьма трудно выделить ведущий. Определяющую роль играет внутренний фактор, обусловленный взаимодействием, конкуренцией между доминирующими видами, обладающими слабой фитообразующей ролью. Отсутствие экологической специфики и специфики фитосреды способствует диффузному распределению доминантов, континуальности границ между их сообществами и как результат приводит к формированию мозаичной структуры ценозов в природе, их полидоминантности. Наиболее широкой амплитудой в Горном Крыму отличается весьма специфическая и не встречающаяся на равнине формация Brizeta elatioris, формирующая луга в горах евксинской провинции. В составе серий большое участие принимают степные виды, например *Filipendula vulgaris* Moench, *Geranium sanguineum* L., *Festuca valesiaca*, *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Bromopsis cappadocica* (Boiss. et Bal.) Holub, и даже виды томилляров, что подтверждает точку зрения, согласно которой луга Горного Крыма относятся к подтипу остепненных лугов.

Ординационная матрица саванноидов (табл. 6) по виду отличается от всех предыдущих. В первую очередь бросается в глаза фитоценотическая специфика формации Hordeeta bulbosi, которая относится к особому подтипу высокотравных саванноидов. Что касается остальных (эфеметума), то они формируют плотную плеяду, из которой видно, что любой из доминантов формации (кроме Aveneta ludovicianae) встречается в сочетании с соседними. Такое сочетание обусловлено конкретно слагающимися взаимоотношениями между доминантами и проявляется в том, что порой на экотопах с близкими эдафическими условиями доминируют разные виды.

На основе обобщения полученных данных можно судить, что эколого-ценотическая дифференциация растительного покрова определяется структурой (строением) ценозов. В направлении от травянистых к лесным сообществам снижается значимость роли внешних экологических условий и увеличивается влияние фитосреды. Это обусловливает появление в составе травянистых типов большего числа равноценных в фитоценотическом отношении доминантов, что ведет к увеличению мозаичности группировок.

Полученные таким способом матрицы являются достаточно наглядной моделью, отражающей эколого-ценотическую дифференциацию растительного покрова. Она читается по вертикали и по горизонтали, в связи с чем обладает определенными прогностическими возможностями. Эти возможности заключаются в том, что на основе матрицы можно установить число, разнообразие и дать название описанным ассоциациям, формациям, другим синтаксонам, выявить главный экологический фактор, определяющий распределение и границы синтаксонов, степень его действия, оценить вероятность распространения тех или иных и проводить поиск неописанных синтаксонов, судить об эколого-ценотической амплитуде доминантов, их высотном и экологическом распределении. Наконец, каждая матрица имеет разную физиономичность и может быть описана с помощью математических формул как некое пространство, что позволяет дать математическую интерпретацию, отражающую определенные закономерности организованности фитоценосистем. Недостатком ее является сугубо «индивидуальный», присущий исследуемой выборке, характер.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 231 с. — *Грейг-Смит П.* Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 359 с. — *Дідух Я. П.* Томіляри Гірського Криму. — Укр. бот. журн., 1981, т. 38, № 4, с. 84—89. — *Дидух Я. П.*, *Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Карадагский государственный заповедник. Киев: Наук. думка, 1982. 152 с. — *Макаревич В. Н.* Применение метода Чекановского при первичной обработке геоботанических описаний. — В кн.: Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука, 1971, с. 125—140. — *Малиновський К. А.* Рослинність високогір'я Українських Карпат. Київ: Наук. думка, 1980. 277 с. — *Миркин Б. М.*, Розенберг Г. С. Фитоценология. Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 211 с. — *Порфирьев В. С.* О применении понятий серии и цикла при изучении хвойно-широколиственных лесов. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1960, т. 65, вып. 3, с. 93—102. — *Привалова Л. А.* Растительный покров восточного нагорья Крыма и его хозяйственное использование. — Тр. Никит. бот. сада, 1956, т. 26, с. 1—152. — *Привалова Л. А.* Растительный покров нагорий Бабугана и Чатырдага. Общее заключение по всему Крымскому нагорью. — Тр. Никит. бот. сада, 1958, т. 28, с. 1—203. — *Соколов С. Я.* Фитоценотические типы. — ДАН СССР, 1947, т. 60, № 2, с. 161—164. — *Чернова Н. М.* Растительный покров западных яйл и их хозяйственное использование. — Тр. Никит. бот. сада, 1951, т. 25, вып. 3, с. 11—188. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р.*, *Дідух Я. П.* Рідколісся ялівцю високого (Junipereta excelsae) Криму та аналіз їх флори. — Укр. бот. журн., 1975, т. 32, № 6, с. 753—762. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р.*, *Дидух Я. П.*, *Молчанов Е. Ф.* Государственный заповедник «Мыс Мартьян». Киев: Наук. думка, 1985. 257 с.

Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 23 VII 1987.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 561 : 582.477

Л. Б. Головнева

НОВЫЙ РОД *MICROCONIUM* (*CUPRESSACEAE*) ИЗ ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ СЕВЕРО-ВОСТОКА СССР

L. B. GOLOVNEVA. A NEW GENUS *MICROCONIUM* (*CUPRESSACEAE*) FROM THE LATE CRETACEOUS DEPOSITS OF THE NORTH-EAST OF THE USSR

Описывается новый ископаемый род из сем. *Cupressaceae* — *Microconium* из маастрихт-датских отложений рарыткинской свиты (Корякское нагорье), ранее известный по вегетативным побегам как *Thuja interrupta* Newb. По строению шишек новый род наиболее близок к представителям триб *Libocedreae* и *Thujopsideae.*

В маастрихт-датских отложениях рарыткинской свиты (Корякское нагорье) одними из наиболее обычных являются остатки вегетативных побегов кипарисовых, представляющие собой плоские веточки с супротивным расположением побегов и декуссатными листьями, определяемыми ранее как *Thuja cretacea* (Heer) Newb. (Криштофович, 1958а, табл. VII, *5*, *6*; 1958б, табл. XI, *6*). Недавно при новых сборах были найдены побеги растения в органической связи с женскими шишками. Шишки мелкие, около 3 мм в диам., с двумя парами крестообразно расположенных чешуй, сидят на побеге супротивно, в количестве 2—5 пар подряд (табл. II, *8*). Строение шишек и их расположение на побеге значительно отличаются не только от рода *Thuja*, но и от всех других родов кипарисовых. Поэтому эти находки описываются ниже как новый род.

Microconium Golovneva gen. nov.

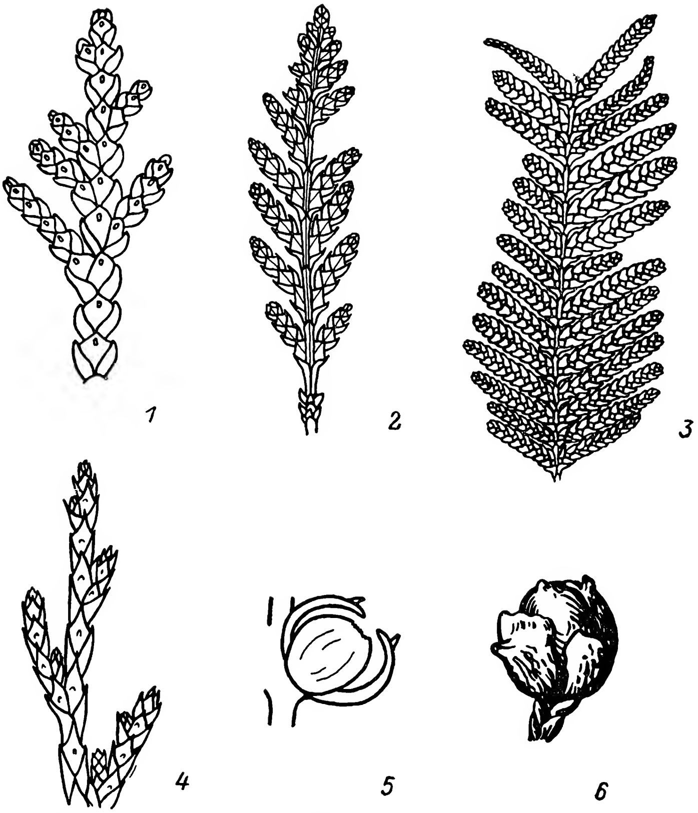
Типовой вид — **Microconium beringianum Golovneva sp. nov.** Корякское нагорье, р. Горная, рарыткинская свита, маастрихт-даний.

Диагноз. Веточки плоские, ветвление супротивное. Листья чешуевидные, декуссатные, дифференцируются на фациальные и маргинальные. Женские шишки сидячие, расположены на побегах супротивно, в сериях по 2—5 пар подряд. Шишки округло-яйцевидные, около 3 мм в поперечнике. Чешуи деревянистые, в количестве 2 пар, расположены попарно супротивно. Верхняя пара толще, развита сильнее нижней, имеет небольшой шипик в верхней части спинной поверхности. Нижние чешуи более тонкие и имеют непостоянные размеры и форму: от округло-яйцевидных размером почти с верхние чешуи до треугольных с оттянутой, заостренной верхушкой и в 2 раза меньше верхних.

Microconium beringianum Golovneva sp. nov.

(табл. I, II; см. рисунок, *2*, *5*)

Голотип: обр. № 199, кол. БИН АН СССР, № 967, женские шишки в органической связи с вегетативными побегами. Корякское нагорье: бассейн р. Великой, р. Горная, рарыткинская свита, маастрихт-даний, табл. II, *8*.



1 — *Thuja occidentalis*, побег, ×3 (по Gaussen, 1968); *2*, *5* — *Microconium beringianum*: *2* — побег, ×1.5; *5*— шишка, ×5; *3* — *Libocedrus austrocaledonica*, побег, ×1 (по Gaussen, 1968); *4*, *6* — *Microbiota decussata*: *4* — побег, ×3; *6* — шишка, ×5 (по Замятнину, 1963).

Местонахождение и материал: несколько сотен образцов с отпечатками облиственных побегов и около 50 побегов с шишками. Корякское нагорье: бассейн р. Великой, р. Горная, рарыткинская свита; бассейн р. Эмимы, корякская свита.

Описание. Веточки плоские, ветвление супротивное (табл. I, *3*, *10*). Обычно встречаются конечные облиственные побеги с ветвлением двух (табл. I, *7*), реже трех порядков (табл. I, *8*). Более крупные побеги, как правило, безлистные. Листорасположение декуссатное. Побеги первого порядка (табл. I, *7*) достигают в длину 2—8, чаще 4—5 см и имеют 10—13 узлов, расположенных на расстоянии около 5 мм друг от друга. Фациальные листья длинные, узкие, со слабым килем, плотно прилегают к оси побега. Их заостренная верхушка перекрывает основания вышележащих маргинальных листьев. Маргинальные листья длинные, узкие, продольно-сложенные с низбегающим основанием, а их свободные концы заострены и дугообразно отклоняются от оси побега, охватывая основания побегов второго порядка (табл. I, *1*).

Супротивные побеги второго порядка расположены в пазухе каждой пары маргинальных листьев. Они отходят под углом 30—40°, достигают в среднем 1.5 см дл., 2—3 мм шир. и состоят из 5—6 узлов. Расстояния между узлами 2—3 мм. Фациальные листья ромбические, с килем в средней части и заостренной верхушкой, которая достигает точки разделения следующей пары маргинальных листьев. Маргинальные листья продольно сложенные, длиной 2—2.5 мм, слегка серповидно изогнутые. Их свободные концы заостренные, шиловидные, вытянуты параллельно оси побега (табл. I, *1*).

На крупных, хорошо развитых побегах могут быть ответвления третьего порядка (табл. I, *8*). Они обычно небольшие, состоят из 2—3 узлов и имеют такое же облиствление, как и побеги второго порядка. Правильное супротивное расположение у побегов третьего порядка не всегда выдерживается.

В основании побегов первого порядка обычно имеется несколько тесно сближенных пар мелких чешуевидных листьев (3—6 узлов на расстоянии 0.5—1 мм друг от друга) (табл. I, *4*, *7*, *10*). Такое строение побегов говорит об их неравномерном росте, возможно, связанном с сезонностью климата.

Кроме облиственных вегетативных побегов, в коллекции имеются побеги, несущие почки (табл. I, *5*, *6*). Почки веретеновидные, с заостренной верхушкой, длиной около 2—3 мм, располагаются супротивно в пазухах маргинальных листьев. Почечные побеги около 3 см длиной, имеют 5—6 узлов с почками и покрыты длинными, чешуевидными декуссатными листьями, как и на побегах первого порядка.

Женские шишки сидячие, располагаются на побегах супротивно, в количестве 2—5 пар подряд в каждом узле (табл. II, *1*—*4*). Ниже шишек расположено несколько пар тесно сближенных чешуевидных листьев (табл. II, *1*), а выше — короткие вегетативные побеги, которые могут продолжать рост, и в дальнейшем шишки оказываются на оси в средней части побега (табл. II, *1*, *8*).

Шишки округло-яйцевидные, с довольно толстыми деревянистыми чешуями, около 3 мм в поперечнике, обычно открытые (табл. II, *5*, *6*). Чешуй две пары, располагаются попарно-супротивно. Верхняя пара более сильно развита и утолщена, с небольшим шипиком в верхней части спинной поверхности. Чешуи нижней пары развиты слабее верхних и имеют непостоянные размеры и форму: от округло-яйцевидных, размером почти с верхнюю пару (табл. II, *6*), до в 2—3 раза более мелких, узких или треугольных с оттянутой, заостренной верхушкой (табл. II, *5*).

Имеется несколько побегов с предполагаемыми мужскими шишками (табл. II, *7*, *9*, *10*), но малые размеры и плохая сохранность не позволяют дать их точное описание. По-видимому, они имели около 2 мм дл. и 1 мм шир. и состояли из нескольких пар супротивных чешуй. Шишки располагались терминально, на укороченных боковых супротивных побегах (табл. II, *7*).

Сравнение. Ископаемый род *Microconium* не имеет близких аналогов среди современных родов кипарисовых, однако отдельные признаки встречаются у различных родов триб *Libocedreae* и *Thujopsideae*.

Характерной особенностью нового рода является пазушное супротивное расположение сидячих шишек в сериях, что не встречается ни у одного современного рода сем. *Cupressaceae*, для которых характерны одиночные терминальные шишки, хотя расположение шишек на коротких боковых ножках встречается довольно часто, например в роде *Widringtonia*.

По размерам и строению шишки *Microconium* больше всего напоминают шишки *Microbiota decussata* Kom. — реликтового дальневосточного растения, сохранившегося в горах Сихотэ-Алиня (Комаров, 1923). Шишки *Microbiota* одиночные, терминальные, размером около 3 мм в поперечнике, состоят из 2—4 чешуй, из которых верхняя пара развита больше нижней и охватывает с боков единственное семя (см. рисунок, *6*). В верхней части спинной поверхности верхние чешуи несут по небольшому шипику. Нижняя пара чешуй имеет разную степень развития, от чешуй размером с верхнюю пару до полного их отсутствия. Обычно они в 1.5—2 раза меньше, треугольные или яйцевидные с острой верхушкой. Шишки *Microconium* в целом очень похожи на шишки *Microbiota* (см. рисунок, *5*, *6*), но количество семян и их форма у ископаемого рода неизвестны. Можно только предполагать, что поскольку шишки *Microconium* очень мелкие, то число семян в них не должно быть большим, скорее всего — 2 или 4. При этом нужно заметить, что и у современной *Microbiota* в качестве атавизма тоже встречаются двусемянные шишки.

Но побеги микробиоты совершенно не похожи на побеги *Microconium* (см. рисунок, *2*, *4*). Они очередные, а не супротивные, на срезе ромбические, уплощенные, реже почти 4-гранные, с чешуевидными листьями, практически не разделенными на маргинальные и фациальные. Молодые побеги могут иметь игольчатые листья. У *Microconium* побеги супротивные, плоские, чешуевидные листья дифференцируются на фациальные и маргинальные. Сходство шишек этих двух растений скорее всего конвергентное.

Плоские побеги с супротивным расположением ветвей характерны для представителей трибы *Libocedreae*: *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Florin et Boutelje, *Papuacedrus papuana* (F. Mueller) Li, *Libocedrus plumosa* (D. Don) Sangert, *L. austrocaledonica* Brong. et Gris. и некоторые другие виды из южного полушария (см. рисунок, *3*). Они также имеют супротивные ветви последнего порядка, выходящие из пазухи каждой пары маргинальных листьев. Но у *Libocedreae* несколько иное соотношение длины побегов первого и второго порядков. Конечные супротивные побеги состоят из 10—12 узлов, а побеги первого порядка содержат обычно более 30 узлов. У *Microconium* соответствующие цифры 5—6 и 9—10. Кроме того, у *Libocedreae* маргинальные листья развиты значительно сильнее фациальных. Что касается шишек, то у либоцедрусовых они тоже состоят из 2 пар чешуй, из которых верхние обычно развиты больше нижних. Но они значительно крупнее (1—3 см), имеют вытянутую продолговатую форму и часто кожистые плоские чешуи.

Плоские побеги *Microconium* похожи также на веточки *Thuja*, с которыми их часто сравнивали раньше. Однако *Thuja* характеризуется очередным расположением побегов и несколько иной формой листьев (см. рисунок, *1*). Маргинальные листья более сильно изогнуты, плотнее охватывают фациальные и не имеют свободных шиловидных окончаний. Шишки туйи относительно крупные (0.5—1 см в дл.) и многочешуйчатые.

Вегетативные, без шишек, веточки типа *Microconium beringianum* часто встречаются в меловых и палеогеновых флорах Северного полушария. Однако из-за большого морфологического сходства побегов у кипарисовых раньше их не всегда отделяли от других остатков и относили обычно к родам *Thuja*, *Libocedrus* или *Cupressinocladus*. В последнее время эти побеги стали выделять из общей массы благодаря таким признакам, как супротивное расположение ветвей и своеобразное строение листьев. Наиболее полно история и синонимика этого растения даны у H. Schweitzer (1974), который описывает такие вегетативные побеги под названием *Cupressinocladus interruptus* (Newb.) Schweitzer. Впервые они были описаны J. Newberry (1868) из формации Форт-Юнион в Северной Дакоте под родовым названием *Thuja*, но из-за неточности в диагнозе, где не была четко оговорена супротивность побегов, в дальнейшем к этому виду относили различные побеги кипарисовых. Примерно в то же время O. Heer (1870) описал со Шпицбергена сходные побеги под названием *Libocedrus sabiniana* Heer. E. Berry (1935) впервые предположил идентичность этих видов, а R. W. Brown (1962) уже поставил *Libocedrus sabiniana* в синонимику к *Thuja interrupta* Newb. В своей работе Schweitzer (1974) переводит *T. interrupta* в формальный род *Cupressinocladus* на основании того, что современный род туйя имеет очередное расположение побегов. Однако уже при выделении (Seward, 1919) род *Cupressinocladus* был сборным, включая вегетативные побеги кипарисовых различной морфологии от юры до третичного периода. Дальнейшие находки с изучением кутикулы подтверждают это (Аблаев, 1969).

Веточки *Cupressinocladus interruptus* по морфологии ничем не отличаются от вегетативных побегов *Microconium* и, вероятно, принадлежат к этому роду. Тем не менее, нет полной уверенности, что все многочисленные остатки *Cupressinocladus interruptus* со Шпицбергена и Северной Америки имеют шишки одинакового строения. В частности, M. Pabst (1968) описывает веточки, сходные с *Microconium*, под названием *Libocedrus interrupta* (Newb.) Pabst из формации

Chuckanut и при этом упоминает, не приводя, к сожалению, никаких изображений, о шишках. По ее описанию женские шишки располагаются парами на очень коротких ножках вдоль ветви или сериями на конечных голых ветвях, имеют 3 пары супротивных чешуй, из которых семязачатки несет только самая верхняя пара. Размеры шишек до 8 мм дл. и 4 мм шир. В целом описание соответствует роду *Microconium*, но шишки с Рарыткина гораздо мельче (3 мм в поперечнике), округлые и сидячие. Возможно, это другой вид.

Во флорах Северо-Востока СССР *Microconium beringianum*, помимо рарыткинской, встречается еще в корякской свите бухты Угольной, где также найдены побеги с шишками, а из цагаянской свиты известны вегетативные побеги, описанные В. А. Красиловым как *Cupressinocladus interruptus* (Newb.) Krasilov.

ЛИТЕРАТУРА

Аблаев А. Г. «*Thuja cretacea*» из верхнего мела Приморья. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 9, с. 1410—1417. — *Замятнин Б. Н.* К уточнению характеристики *Microbiota decussata* Kom. — Бот. матер. Гербария БИН АН СССР, 1963, т. 22, с. 43—50. — *Комаров В. Л.* О некоторых новых азиатских голосеменных. — Бот. матер. Гербария Главн. бот. сада РСФСР, 1923, т. 4, вып. 23—24, с. 177—181. — *Красилов В. А.* Цагаянская флора Амурской области. М.: Наука, 1976. 92 с. — *Криштофович А. Н.* Меловая флора бассейна р. Анадыря. — Тр. БИН АН СССР, 1958а, сер. VIII, вып. 3, с. 7—72. — *Криштофович А. Н.* Ископаемые флоры Пенжинской губы, оз. Тас-тах и хр. Рарыткин. — Тр. БИН АН СССР, 1958б, сер. VIII, вып. 3, с. 73—124. — *Berry E. W.* A preliminary contribution to the floras of the Whitemud and Ravenscrag formations. — Mem. Geol. Surv. Canada, 1935, vol. 182, p. 1—107. — *Brown R. W.* Paleocene flora of the Rocky Mountains and Great Plains. — U. S. Geol. Surv. Prof. 1962, paper n 375, p. 1—119. — *Gaussen H.* Cupressacées. Travaux du Laboratoire Forestier de Toulouse, 1962, t. 2, sect. 1, vol. 1, fasc. 10. 326 p. — *Heer O.* Die miocene Flora und Fauna Spitzbergens. — Flora fossilis Arctica, 1870, vol. 2, S. 1—98. — *Newberry J. S.* Notes on the later extinct floras of North America, with discription of some new species of fossil plants from the Cretaceous and Tertiary strata. — Ann. Lyceum Nat. Hist. New York, 1868, N 9, p. 1—76. — *Pabst M. B.* The Flora of the Chuckanut formation of northwestern Washington. — Univ. of Calif. Publ. in Geol. Sciences, 1968, vol. 76, p. 1—61. — *Schweitzer H. J.* Die «tertiären» Koniferen Spitzbergens. — Palaeontographica, 1974, Abt. B, Bd 149, S. 1—89. — *Seward A. C.* Fossil plants. 1919, vol. 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 22 XII 1987.

УДК 005 : 582.26 (571.642)

Бот. журн., т. 73, № 8

И. В. Макарова

НОВЫЕ КОМБИНАЦИИ ТАКСОНОВ ИЗ ПОЗДНЕМИОЦЕНОВЫХ—РАННЕПЛИОЦЕНОВЫХ ДИАТОМОВЫХ ФЛОР САХАЛИНА

I. V. MAKAROVA. NEW COMBINATIONS OF TAXA FROM THE LATE MIOCENE AND THE EARLY PLIOCENE DIATOM FLORAS OF THE SAKHALIN

Изучение диатомовых водорослей из неогеновых отложений Северного и Южного Сахалина при помощи сканирующего электронного микроскопа позволило выявить у двух видов, представленных спорами, новые структурные элементы на наружной и внутренней поверхностях створок. Полученные данные о морфологии этих видов способствовали более полному их описанию, уточнению систематического положения и выделению в новые таксоны.

Западная и Восточная Камчатка, Южный и Северный Сахалин являются районами обильного развития видов миоценовой и плиоценовой диатомовых флор на Дальнем Востоке. Выявленный морской комплекс диатомовых водорослей (Шешукова-Порецкая, 1967) включает значительное число видов, представленных спорами, отнесенными к роду *Thalassiosira* Cl. (Жузе, 1961). Электронно-микроскопическое изучение панцирей и створок *Thalassiosira zabelinae* Jousé и *T. usatschevii* Jousé показало их конспецифичность и принадлежность к роду *Pyxidicula* Ehr. (Макарова, Моисеева, 1986).

Просмотр образцов, любезно предоставленных В. С. Шешуковой-Порецкой из маямрафской свиты Северного Сахалина, при помощи сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) JSM-35C выявил интересные особенности панцирей двух видов, относимых ранее к родам *Thalassiosira* и *Pseudopodosira* Jousé emend. Vekseh. (Жузе, 1961; Шешукова-Порецкая, 1964). Полученные данные позволили внести существенные изменения в понимание ранее описанных двух видов и перевести их в другие роды. Ниже приводятся их диагнозы с учетом терминологии, принятой для описания структуры панциря диатомовых водорослей (Предложения. . ., 1977; Исправленная терминология. . ., 1983). Микрофотографирование осуществлено при участии Н. В. Ченцовой и Л. А. Карцевой, за что автор выражает им свою признательность.

Porosira punctata (Jousé) Makar. comb. nov.

Thalassiosira punctata Jousé. Жузе, 1961, Бот. мат. отд. спор. раст. (Ленинград), 14 : 64, табл. I, *7*, *8*; III, *3*.

Споры. Панцирь сферический. Створки круглые куполообразные, с неровной поверхностью, 26—47 мкм в диам., 15—27 мкм выс. (табл. I, *1—5*). Наружная поверхность створок с мелкими фораменами пороидных ареол, образующих неясные или более или менее радиальные ряды, 10—12 ареол в 10 мкм (табл. I, *5*, *9*). Среди ареол (за исключением центральной части) находятся более крупные, круглой или неправильной круглой формы отверстия выростов с опорами, 5—6 в 10 мкм, через которые видны опоры и сопутствующие поры, открывающиеся на внутренней поверхности створки в полость трубки выроста (табл. I, *10—13*). Выросты с опорами образуют неотчетливые концентрические круги (табл. I, *5*, *9*). Край створки отогнутый, его часть, примыкающая к лицевой части створки, гиалиновая, 2—3.6 мкм шир., а дистальная — более узкая, с мелкими перфорациями, расположенными в искривленных рядах, 22—24 отверстия в 10 мкм (табл. I, *5*, *10*). Внутренняя поверхность створки с радиальными гиалиновыми линиями, дихотомически разветвленными, 18—20 в 10 мкм (табл. I, *7*, *8*), между которыми двойные радиальные ряды крибральных пор (табл. I, *14*), у края переходящие в сплошной крибрум, 6 крибральных пор в 1 мкм (табл. I, *15*, *16*). На внутренней поверхности створки они имеют почти не выступающую трубку с 3—4 сопутствующими порами, окруженную гиалиновым участком (табл. I, *14*, *15*). Двугубый вырост один, расположен близ края, имеет короткую крупную внутреннюю часть с длинной щелью, ориентированной радиально, окруженной широким валиковидным утолщением. От выроста к центру створки отходит короткая гиалиновая полоса, иногда с несколькими крибральными порами (табл. I, *15*, *16*).

Вымерший морской вид.

Миоцен: тюшевская серия, эталонская свита — Камчатка; поздний миоцен: маямрафская, венгерийская свиты — Северный Сахалин; поздний миоцен—ранний плиоцен: маруямская свита — Южный Сахалин, донные осадки Охотского моря; плиоцен: средняя маруямская подсвита — Южный Сахалин, матитукская свита — Северный Сахалин, ольховская свита — Камчатка.

Примечание. По морфологическим признакам, особенно по форме и расположению двугубого выроста, по строению выростов с опорами, форме и размерам двугубого выроста обнаруживает сходство с *Porosira glacialis* (Grun.) Jörg. (Hasle, 1974, tab. 7, 38—43). Форма панциря и створок указывает на принадлежность изученного материала не к вегетативным клеткам, а к их спорам.

Thalassiosira sheshukovae Makar. comb. et nom. nov.

Podosira elegans Sheshuk. Шешукова-Порецкая, 1959, Вестн. ЛГУ, 15, табл. 1, *2*; 4, *3*. — *Pseudopodosira elegans* (Sheshuk.) Sheshuk. Шешукова-Порецкая, 1964, Нов. сист. низш. раст. (Ленинград), 1 : 75, рис. 1, 3; табл. 2, *4*, *5*, non *Thalassiosira elegans* (Brun) Jousé, 1961.

Споры. Панцирь низкоцилиндрический. Створки плоские, гиалиновые, 12—28 мкм в диам., со слегка выпуклым центром (табл. II, *1—4*). В центре створки группа из 2—10 выростов с опорами, на наружной поверхности заканчивающихся круглым отверстием (табл. II, *3—5*), на внутренней — почти не выступающей над поверхностью маленькой трубкой, окруженной 2 сопутствующими порами (табл. II, *6—8*). На границе с загибом кольцо равномерно расположенных выростов с опорами, 5—6 в 10 мкм, имеющих на наружной поверхности небольшую трубку, слегка расширенную у основания (табл. II, *3*, *5*), с внутренней поверхности трубка едва выступает и окружена 4 сопутствующими порами (табл. II, *9*). Двугубый вырост один, в одном краевом кольце выростов с опорами, занимает место одного из них или немного отступает внутрь от этого кольца (табл. II, *6*, *9*, *10*). Его внутренняя часть в виде валиковидных утолщений, щель ориентирована радиально (табл. II, *9*). Загиб створки относительно невысокий, 1.2—1.6 мкм шир. От каждого выроста с опорами на наружной поверхности створки по загибу проходит ребровидное утолщение (табл. II, *4*, *8*, *11*), утончающееся к его краю, что придает краю створки гофрированный вид (табл. II, *3—5*). В верхней части загиба 2 ряда нерегулярно расположенных пороидов, 18—20 в 10 мкм или по 2—4 в каждом ряду между ребровидными утолщениями. Край загиба отогнутый гиалиновый. В сторону лицевой части створки от выростов с опорами имеются отдельные редкие, нерегулярно расположенные перфорации.

Вымерший морской вид, широко распространенный в неогеновых отложениях Дальнего Востока.

Поздний миоцен: маямрафская свита — Северный Сахалин; поздний миоцен—плиоцен: маруямская свита — Южный Сахалин; плиоцен — Камчатка.

Примечание. Присутствие на створках выростов с опорами, обнаруженных нами при помощи СЭМ, позволяет этот вид отнести не только к сем. *Thalassiosiraceae* Lebour emend. Hasle, но по ряду вышеназванных признаков поместить его в род *Thalassiosira* Cl. Вид очень близок к спорам *Thalassiosira constricta* Gaarder (Gaarder, 1971; Лосева, 1986) по форме панциря, наличию нескольких центральных выростов с опорами, имеющих 2 сопутствующие поры, но существенно отличается углом наклона загиба створки, его структурой, местоположением краевых выростов с опорами, их числом в 10 мкм и более крупной величиной трубки на наружной поверхности створки.

Ранее (Лосева, 1986) 2 таксона — *Pseudopodosira septentrionalis* Loss. и *P. elegans* var. *convexa* N. Skabitsch. — были объединены и переведены в *Thalassiosira constricta*. В связи с тем что в роде *Thalassiosira* уже использован эпитет *T. elegans* (Brun) Jousé (Жузе, 1961), мы даем описываемому виду новое название — *T. sheshukovae*, в честь В. С. Шешуковой-Порецкой, обнаружившей этот вид.

ЛИТЕРАТУРА

Жузе А. П. Морские диатомовые миоценового и плиоценового возраста Дальнего Востока. — Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 1961, т. 14, с. 59—70. — *Исправленная* терминология кремнеземных компонентов клетки диатомовых водорослей. — Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1983, № 5, с. 65—76. — *Лосева Э. И.* Об идентичности *Pseudopodosira septentrionalis* Loss., *P. elegans* Sheshuk. var. *convexa* N. Skabitsch. и *Thalassiosira constricta* Gaarder (*Bacillariophyta*). — Нов. сист. низш. раст., 1986, т. 23, с. 51—54. — *Макарова И. В.*, *Моисеева А. И.* Новый вид рода *Pyxidicula* Ehr. (*Bacillariophyta*). — Бот. журн. 1986, т. 71, № 2, с. 244—245. — *Предложения* для стандартизации терминологии и диагнозов по диатомовым водорослям. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 2, с. 192—213. — *Шешукова-Порецкая В. С.* К ископаемой диатомовой флоре Южного Сахалина (морской неоген). — Вестн. ЛГУ, 1959, № 15, с. 36—55. — *Шешукова-Порецкая В. С.* Новые и редкие диатомовые водоросли из неогена Сахалина и Камчатки. — Нов. сист. низш. раст., 1964, т. 1, с. 64—77. — *Шешукова-Порецкая В. С.* Неогеновые морские диатомовые водоросли Сахалина и Камчатки. Л.: Изд-во ЛГУ, 1967. 432 с. — *Gaarder B. R.* Vegetative cells and resting spores of *Thalassiosira constricta* Gaarder (*Bacillariophyceae*). — Norw. J. Bot., 1971, vol. 18, N 3—4, p. 153—159. — *Hasle G. R.* Some marine plankton genera of the diatom family *Thalassiosiraceae*. — Beih. Nova Hedw., 1974, Hf 45, p. 1—49.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 21 IX 1987.

УДК 005 : 582.683.2 (517.3)

Бот. журн., т. 73, № 8

В. П. Бочанцев, И. А. Губанов

НОВЫЙ ВИД РОДА *NEOTORULARIA* (*BRASSICACEAE*) ИЗ МОНГОЛИИ

V. P. BOTSCHANTZEV, I. A. GUBANOV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *NEOTORULARIA* (*BRASSICACEAE*) FROM MONGOLIA

Neotorularia mongolica Botsch. et Gubanov sp. nov. — Planta annua, a basi ramosa, foliis radicalibus rosulantibus, caule folioso. Caulis, folia, pedicelli, sepala siliquaeque pilis sat parvis plerumque horizontaliter divaricato-bicuspidatis breviter stipitatis haud dense obtectae; petioli foliorum radicalium ac caulinorum inferiorum sepalaque apice praeterea pilis simplicibus sat longis obsita. Caulis ca 30 cm altus, ramis iterum ramificatis praeditus. Folia radicalia (cito emorientia) et caulina inferiora 3.5—5 cm longa, 4—6 mm lata, anguste oblanceolata, integerrima, rarius haud profunde sinuata, in petiolum angustata, apice rotundata; caulina superiora (floralibus inclusis) 0.8—2.5 cm longa, 0.9—5 mm lata, anguste oblanceolata, integerrima, rarius haud profunde sinuata, in petiolum anguste alatum angustata, apice rotundata. Flores in racemis fructificatione valde elongatis in paniculam congestis dispositi, inferiores foliis floralibus instructi. Sepala 2.9—3.2 mm longa, 1—1.8 mm lata ovata, cito caduca. Petala ca 5.5 mm longa, 2.3 mm lata, flava obovata apice rotundata, in unguem ca 2.2 mm longum subito angustata. Filamenta breviora ca 2.5 mm longa, longiora ca 2.8 mm longa linearia libera antheris orbicularibus ca 0.4 mm longis et latis, ad medium partitis. Glandulae nectariferae laterales basi staminum breviorum binae. Pedicelli 5.5—7 mm longi, 0.6—0.7 mm crassi oblique ascendentes. Siliquae 1.5—2.5 cm longae et 1—1.3 mm latae oblique ascendentes, lineares, rectae, dorso subapplanatae dehiscentes, valvis tuberculatis, nervo longitudinali manifesto percursis, septo haud pellucido, rostello 1—1.3 mm longo, 0.6—0.8 mm lato, glabro, stigmati obtuso bilobo aequilato. Semina ca 1 mm longa, 0.7 mm lata, uniserialia flava. Embryo notorrhizus.

Typus: Respublica Popularis Mongolia, ditio Chubsugulensis, 20 km ad boreali-boreali-occidentem a monte Chatgal, vallis Arsyj-gol, in glareosis ad alveum fluminis in zona silvatica 1900—2000 m s. m., 27 VII 1982, N 6052, fl. et fr. I. A. Gubanov (MW).

Species nostra *Neotorulariae humili* (C. A. Mey.) Hedge et J. Léonard affinis est, a qua haec planta annua foliis plerumque integerrimis, floribus majoribus, petalis flavis, siliquae rostello stigmati aequilato et septo haud pellucido bene differt.

Distributio. Respublica Popularis Mongolia.

Растение однолетнее, от основания ветвистое с розеткой прикорневых листьев и олиственным стеблем; стебель, листья, цветоножки, чашелистики и стручки, не густоопушенные довольно мелкими двуконечными на короткой ножке волосками, обычно с горизонтально распростертыми концами, а также довольно длинными простыми волосками на черешках прикорневых и нижних стеблевых листьев и на верхушках чашелистиков. Стебель около 30 см выс., с разветвленными ветвями. Прикорневые (рано отмирающие) и нижние стеблевые листья 3.5—5 см дл. и 4—6 мм шир., узкообратноланцетные, цельнокрайные, реже пологовыемчатые, суженные в черешок, с закругленной верхушкой; верхние стеблевые (в том числе прицветные) листья 0.8—2.5 см дл. и 0.9—5 мм шир., узкообратноланцетные, цельнокрайные, реже пологовыемчатые, суженные в узкокрылатый черешок, с закругленной верхушкой. Цветки в кистях (сильно удлиняющихся во время плодоношения), собранных в метелку; нижние цветки с прицветными листьями. Чашелистики 2.9—3.2 мм дл. и 1—1.8 мм шир., яйцевидные, рано опадающие. Лепестки около 5.5 мм дл. и 2.3 мм шир., желтые, обратнояйцевидные, с закругленной верхушкой, внезапно суженные в ноготок около 2.2 мм дл. Тычиночные нити (короткие — около 2.5 мм дл., длинные — около 2.8 мм дл.) линейные, свободные, с округлыми пыльниками около 0.4 мм дл. и шир., разделенными на 1/2. Боковых медовых железок у основания коротких тычинок по две. Цветоножки 5.5—7 мм дл. и 0.6—0.7 мм толщ., косо вверх направленные. Стручки 1.5—2.5 см дл., 1—1.3 мм шир., косо вверх направленные, линейные, прямые, несколько со спинки сплюснутые, раскрывающиеся; створки бугорчатые с отчетливой продольной жилкой; перегородка непрозрачная; носик стручка 1—1.3 мм дл. и 0.6—0.8 мм шир., голый, одинаковой ширины, с тупым, двулопастным рыльцем. Семена около 1 мм дл. и 0.7 мм шир., однорядные, желтые. Зародыш спиннокорешковый.

Тип: МНР, Хубсугульский аймак. В 20 км на северо-северо-запад от горы Хатгал, долина Арсый-гол, галечники по руслу реки в лесном поясе, 1900—2000 м над ур. м., 27 VII 1982, № 6052, цв. и пл., И. А. Губанов (MW).

Сходна с *Neotorularia humilis* (C. A. Mey.) Hedge et J. Léonard, но однолетник, хорошо отличающийся обычно цельнокрайными листьями, более крупными цветками с желтыми лепестками, носиком стручка одинаковой ширины с рыльцем и непрозрачной перегородкой стручка.

Распространение. МНР.

Описываемый вид следовало бы отнести к роду *Torularia* (Coss.) O. E. Schulz (1924). Однако это название оказалось поздним омонимом и было заменено на *Dichasianthus* Ovcz. et Junuss. (Soják, 1982). Недавно Н. В. Недоспасова (1984) обоснованно доказала, что *Dichasianthus* — монотипный род,[1] а остальные причисленные к нему виды принадлежат к другому роду, но названия ему не дала. Переименование рода было осуществлено несколько позже другими авторами. Род получил название *Neotorularia* Hedge et J. Léonard (1986).

Попутно здесь переименовываются некоторые виды рода, встречающиеся в Монголии и Китае.

1. **Neotorularia grubovii (Botsch.) Botsch. comb. nov.** — *Torularia grubovii* Botsch. 1975, Бот. журн. 60, 7 : 948.

---

[1] К сожалению, род *Dichasianthus* ошибочно характеризуют вильчатым ветвлением и железистым опушением. В действительности же у растения ветвление очередное, а опушение, развитое только на нижней части стебля, состоит из рассеянных, оттопыренных, одноклеточных, сосочковидных, коротких, цилиндрических с закругленной верхушкой волосков, обычно смятых при высушивании.

2. **Neotorularia maximowiczii (Botsch.) Botsch. comb. nov.** — *Torularia maximowiczii* Botsch. 1959, Бот. журн. 44, 10 : 1488.

3. **Neotorularia piasezkii (Maxim.) Botsch. comb. nov.** — *Torularia piasezkii* (Maxim.) Botsch. 1959, Бот. журн. 44, 10 : 1488.

ЛИТЕРАТУРА

Недоспасова Н. В. Роды *Diachasianthus* и *Torularia* (*Brassicaceae*) и их отношение друг к другу. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 4, с. 517—521. — *Léonard J.* Genus *Neotorularia* Hedge et J. Léonard. — Bul. Jard. Bot. Nat. Belg., 1986, vol. 56, p. 389—395. — *Schulz O. E.* Genus *Torularia* (Coss.) O. E. Schulz. — In: Engler A. Das Pflanzenreich. Berlin, 1924, Hf 86 (IV—105), S. 213—226. — *Soják J.* Genus *Dichasianthus* Ovcz. et Junuss. — Acta Mus. Nat. Pragae, 1982, vol. 38 B, N 1—2, p. 106—107.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 XI 1987.

УДК 582.675.1 : 541.35

Бот. журн., т. 73, № 8

Р. П. Чаудхари

ОБЗОР РОДА *ANEMONE* (*RANUNCULACEAE*) В НЕПАЛЕ И ПРИЛЕЖАЩИХ К НЕМУ РАЙОНАХ ГИМАЛАЕВ

R. P. CHAUDHARY. A SYNOPSIS OF THE GENUS *ANEMONE* (*RANUNCULACEAE*) IN NEPAL AND THE ADJACENT REGIONS OF THE HIMALAYA

Изучены представители рода *Anemone*, распространенные в Непале и пограничных с ним районах Гималаев. Приведены синонимика, география и экология 14 видов, относящихся к 6 секциям и 4 рядам, составлен ключ для определения видов. Описано 2 новых подвида: *A. obtusiloba* subsp. *nepalensis*, эндемик Непала, и *A. smithiana* subsp. *sericea* из Восточных Гималаев, сделано 3 новые комбинации в ранге подвидов.

Впервые приводится для Непала *A. rupestris* subsp. *gelida.*

Род *Anemone* представлен многолетними травянистыми растениями, распространенными в основном в Северном полушарии, но встречающимися также в горах Южной Америки, на юге Африки и на островах Суматра и Тасмания.

Впервые система рода *Anemone* была предложена Декандолем (De Candolle, 1818) и содержала описание 6 секций. В работах последующих исследователей она была дополнена вновь описанными секциями и рядами (Spach, 1839; Pritzel, 1841; Hooker, Thomson, 1855; Prantl, 1888; Janczewski, 1890, 1892, 1896; Ulbrich, 1906; Юзепчук, 1937; Tamura, 1967; Wang, 1980; Тарасевич, Чаудхари, 1987).

Изучению видового состава рода *Anemone* в Непале и прилежащих к нему районах Гималаев посвящено много работ (De Candolle, 1818; Don, 1825; Hooker, Thomson, 1855; Brühl, 1896; Cambessedes, 1844; Lauener, 1960; Hara, 1973; Lauener, Panigrahi, 1975; Чаудхари, 1987). В каталоге сосудистых растений Непала (Malla et al., 1976), составленном на основе коллекций, хранящихся в Гербарии Ботанического сада Катманду, отмечено 10 видов рода *Anemone*. В последней флористической работе, посвященной цветковым растениям Непала (Hara, 1979), содержится 13 видов, 2 подвида и 2 разновидности рода *Anemone* с указанием типов, особенностей распространения и перечень исследованных образцов.

Однако, несмотря на то что непальские представители рода *Anemone* неоднократно подвергались изучению, их систематика является недостаточно разработанной. Для многих видов остается неопределенным их положение в системе рода. Необходим критический анализ внутривидовой изменчивости.

Anemone L. 1753, Sp. Pl.: 538; DC. 1818, Syst. Nat. 1: 188.

Лектотип: *A. coronaria* L.

1. Прикорневые листья 3—5-раздельные или 3—5-рассеченные до основания; доли глубоко 3—5-раздельные, сидячие или на коротких черешочках, до 0.3 см дл. . . . . 2.

+ Прикорневые листья глубоко 3—5-рассеченные с долями на длинных черешочках, 0.3—1 см дл. . . 3. *A. rupestris* Wall. ex Hook. fil. et Thoms.

2. Прикорневые листья в очертании сердцевидные, широкояйцевидные или почковидные, ширина их превышает длину . . . . 3.

+ Прикорневые листья в очертании эллиптические, округло-лопатчатые или лопатчатые, реже цельные. Длина их превышает ширину . . . . 4. *A. trullifolia* Hook. fil. et Thoms.

3. Прикорневые листья не более 3 см шир., чашелистики не более 10 мм дл. . 4.

+ Прикорневые листья более 3 см шир., чашелистики более 10 мм дл. . . . 5.

4. Боковые доли прикорневых листьев почти равны или немного меньше средних долей. Цветки в зонтиковидных соцветиях по 2—4. Орешки голые . . . . 9. *A. fuscopurpurea* Hara

+ Боковые доли прикорневых листьев почти в 2—3 раза меньше средних долей. Цветки одиночные. Орешки покрыты жесткими волосками . . . . 1. *A. geum* Lévl.

5. Листья покрывала сидячие . . . . 6.

+ Листья покрывала на черешках . . . . 12.

6. Цветков в соцветии 3—20. Орешки голые, широкоэллипсоидальные или продолговатые, сильно сжатые, крылатые . . . . 7.

+ Цветки одиночные, реже по два. Орешки покрыты жесткими или шелковистыми волосками, овальные, продолговатые или ромбовидные, слегка сжатые, без крыльев . . . . 11.

7. Соцветие зонтиковидное . . . . 8.

+ Соцветие полузонтиковидное . . . . 10.

8. Доли прикорневых листьев на коротких черешочках, до 0.3 см дл. Орешки широкояйцевидные или эллипсоидальные. Носик изогнутый . . . . 5. *A. demissa* Hook. fil. et Thoms.

+ Доли прикорневых листьев сидячие. Орешки широкоэллипсоидальные. Носик более или менее прямой . . . . 9.

9. Доли прикорневых листьев сближены и перекрывают друг друга . . . . 8. *A. polyanthes* D. Don

+ Доли прикорневых листьев расставлены и не перекрывают друг друга . . . . 6. *A. smithiana* Lauener et Panigrahi

10. Жилки на верхней поверхности прикорневых листьев густоопушенные. Орешки широкояйцевидные, с боков вдавленные и снабженные узкими крыльями, с короткими изогнутыми носиками . . . . 7. *A. elongata* D. Don

+ Жилки на верхней поверхности прикорневых листьев слабоопушенные. Орешки продолговатые, с боков слегка сжатые, с длинными крючковидно изогнутыми носиками . . . . 13. *A. rivularis* Buch.-Ham. ex DC.

11. Орешки яйцевидные, немного сжатые, покрыты жесткими щетинистыми волосками, с более или менее длинными, слегка изогнутыми носиками . . . . 2. *A. obtusiloba* D. Don

+ Орешки продолговато-эллипсоидальные, слегка утолщенные в верхней части, покрыты длинными шелковистыми волосками, с очень короткими изогнутыми носиками . . . . 10. *A. rupicola* Cambess.

12. Орешки голые. Листья покрывала на черешках, глубоко 3-рассеченные, с долями на коротких черешочках, около 3 мм дл. . . . . 14. *A. griffithii* Hook. fil. et Thoms.

+ Орешки покрыты шелковистыми длинными волосками. Листья покрывала на черешках, перисто-раздельные, доли их сидячие . . . . 13.

13. Листья-покрывала 3—5-пальчато-раздельные, (6) 10—15 см дл., (6) 10—16 см шир., снизу с пушисто-войлочным опушением . . . . 12. *A. vitifolia* Buch.-Ham. ex DC.

+ Листья покрывала перисто-раздельные, 0.75—1.25 см дл., 1—1.5 см шир., снизу с шелковистым опушением . . . . . . 11. *A. wendelboi* Chaudhary

Sect. 1. *Himalayicae* (Ulbr.) Juz. 1937, Фл. СССР, 7 : 266. — Sect. *Pulsatilloides* subsect *Brevistylae* ser. *Himalayicae* Ulbr. 1906, Bot. Jahrb. 37 : 201. — Sect. *Omalocarpus* subsect. *Himalayicae* (Ulbr.) Tamura, 1967, Sci. Rep. (Osaka Univ.), 16, 2 : 27.

Лектотип: *A. obtusiloba* D. Don.

1. *A. geum* Lévl. 1915, Bull. Acad. Intern. Geogr. Bot. (Le Mans) 25: 25. — *A. bonatiana* var. *geum* (Lévl.) Lévl. 1917, Cat. Pl. Yunnan: 219.

Тип: «China, Yunnan, lagune du haut plateau de Ta-Hai-Tse, 3200 m, Mai 1912, E. Maire» (E!).

1. Корневище цилиндрическое (2.5×1 см в диам.). Прикорневые листья опушены длинными густыми волосками, отношение боковых долей к средней доле 1 : 3 . . . . 1а. subsp. *geum*

2. Корневище эллипсоидальное (1.5×0.7 см в диам.). Прикорневые листья слабоопушенные, отношение боковых долей к средней доле 1 : 2 . . . . 1б. subsp. *ovalifolia*

1а. subsp. *geum.*

2400—3200 м над ур. м., влажные светлые леса.

Западный Непал (Ашам, Мугу), Центральный Непал (Мананг, Горкха, Баглунг), Восточный Непал (Окхалдунга, Пачтхар, Таплезунг, Кхумбу). Общ. распр.: Китай (Тибет: Южн., Сычуань, Юньнань), Индия (Химачал Прадеш: Симла, Пенджаб, Сикким, Ассам), Бутан, Бирма (Шан: гора Виктория) (рис. 1, *1*).

1б. subsp. ovalifolia (Brühl) Chaudhary comb. nov. — *A. obtusiloba* subsp. *ovalifolia* Brühl, 1896, Ann. Bot. Gard. (Calcutta), 5, 2 : 78. — *A. rupestris* Wall. var. *lobata* Brühl, 1896, l. c. : 80. — *A. rupestris* Wall var. *pilosa* Marquand et Shaw, 1929, J. Linn. Soc. London (Bot.), 48 : 154. — *A. ovalifolia* (Brühl) Hand.-Mazz. 1931, Symb. Sin. 7 : 315.

Тип: «India, Kumaon, below the Lebung pass, 14 000—15 000 ft., 1 August 1886, n° 5272, J. F. Duthie» (BM, iso — LE!).

3600—4800 м над ур. м., влажные светлые рододендроновые леса и травянистые склоны по берегам рек, альпийские луга.

Западный Непал (Долпо, Мугу), Центральный Непал (Мустанг, Мананг, Долкха, Расува), Восточный Непал (Санкхувасава, Таплезунг). Общ. распр.: Монголия (Южн.), Китай (Джунгария: Южн., Ганьсу, Шэньси, Шаньси, Хэбей: Зап., Тибет, Сычуань, Юньнань 1)), Индия (Кумаон, Сикким, Ассам), Бутан (рис. 1, *2*).

2. *A. obtusiloba* D. Don, 1825, Prodr. Fl. Nep.: 194. — *A. govaniana* Wall. 1831, Cat. n° 4688, nom. nud. — *A. mollis* Wall. 1831, Cat. n° 4698, nom. nud. — *A. discolor* Royle, 1839, Ill. Bot. Himalaya Mount.: 52.

---

[1] В провинции Юньнань встречаются промежуточные формы между типовым подвидом *A. geum* и subsp. *ovalifolia.*

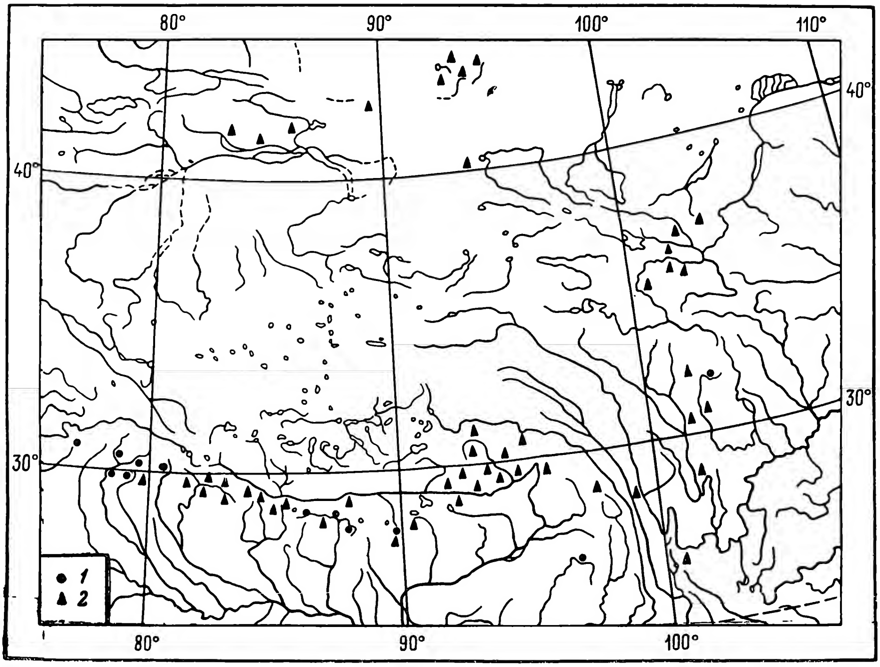


Рис. 1. Распространение *Anemone geum* subsp. *geum* (*1*), subsp. *ovalifolia* (*2*).

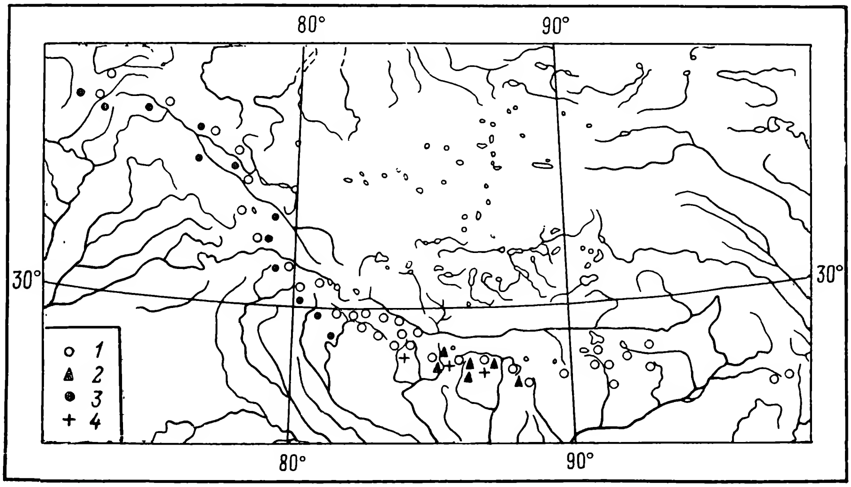


Рис. 2. Распространение *Anemone obtusiloba* subsp. *obtusiloba* (*1*), subsp. *omalocarpella* (*2*), subsp. *potentilloides* (*3*), subsp. *nepalensis* (*4*).

Тип: «Nepal, Gosaingsthan, Wallich» (BM!).

1. Прикорневые листья 3 см шир. или больше. Размер цветков не превышает размеров листьев . . . . 2.
+ Прикорневые листья менее 3 см шир. Размер цветков превышает размеры листьев . . . . 2в. subsp. *potentilloides*
2. Чашелистики в числе 5. Доли прикорневых листьев 3-лопастные. Орешки овальные, слегка сжатые, покрыты жесткими волосками, носики прямые, слегка отогнутые . . . . 3.
+ Чашелистики в числе 6 или более. Доли прикорневых листьев 3-раздельные. Орешки широкоовальные, сильно сжатые, почти голые или покрытые немногочисленными жесткими волосками, носики отогнутые . . . . 2б. subsp. *omalocarpella*
3. Края листьев городчатые . . . . 2а. subsp. *obtusiloba*
+ Края листьев зубчатые . . . . 2г. subsp. *nepalensis*

2а. subsp. *obtusiloba*. — *A. obtusiloba* subsp. *micrantha* (Klotzch) Ulbr. 1906, Bot. Jahrb. 37 : 242. — *A. obtusiloba* subsp. *genuina* Ulbr. 1906, l. c. 37 : 242.

2300—4000 м над ур. м., влажные открытые дубово-еловые и рододендроновые леса, луга.

Западный Непал (Каликот, Доти, Ашам, Даделдхура), Центральный Непал (Мустанг, Мананг, Ламзунг, Дхадинг, Долкха, Расува, Окхалдунга), Восточный Непал (Возпур, Дханкута, Санкхувасава, Таплезунг). Общ. распр.: Китай (Тибет: Юго-Вост., Сычуань), Пакистан (Читрал), Индия (Кашмир: Заунсар; Киштавар, Кумаон; Зап. Бенгал: Даржилинг, Сикким), Бутан, Бирма (Канпетлет) (рис. 2, *1*).

2б. subsp. *omalocarpella* Brühl, 1896, Ann. Bot. Gard. (Calcutta), 5, 2 : 78.

Тип: «Nipal, Scully» (CAL?).

2700—3800 (4000) м над ур. м., влажные светлые дубово-еловые леса.

Центральный Непал (Расува, Долкха, Окхалдунга, Синдхупальчок, Мустанг), Восточный Непал (Возпур). Эндемик Непала (рис. 2, *2*).

2в. **subsp. potentilloides (Cambess. ex Lauener) Chaudhary comb. nov.** — *A. obtusiloba* D. Don var. *potentilloides* Cambess. ex Lauener, 1960, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 23 : 187.

Тип: «India, n° 504, Jacquemont» (P!).

2700—4000 м над ур. м.

Западный Непал (Доти, Ашам). Общ. распр.: Пакистан (Читрал, Хазара), Индия (Кашмир, Химачал Прадеш: Кулу, Лахул) (рис. 2, *3*).

2г. **subsp. nepalensis Chaudhary subsp. nov.**

Folia radicalia circuitu rotundato-ovata, basi reniformia, pubescentia, 3-secta, 1.5—2.5 cm longa, 2.5—3.5 cm lata, petiolis 3—5 cm longis, segmentis sessilibus, circuitu ovatis, 3-partitis, margine grosse-dentatis vel profundo-crenatis. Folia caulina 3, sessilia, circuitu obovata, 1—1.2 cm longa, 0.8—1 cm lata, 3-secta. Sepala 5, alba, basi caerulea, elliptica acutiuscula vel obovata. Caules floriferi pubescentes, 1—3. Stamina circa 5 mm longa. Carpella pubescentia, 2—3 mm longa. Nuculae (non maturae) ovales, compressae, recti-rostratae, pilis rigidis tectae, 3—4 mm longae, 1—1.5 mm latae.

Typus: «Nepal, Jaljale, 3500 m, 23 June 1979, H. K. Saiju and S. R. Tuladhar» (KATH!).

2900—3500 m s. m., in montibus coniferis-rhododendrosis.

Affinitas. A subspecie typica foliis radicalibus rotundato-ovatis, margine profundo crenatis vel grosse dentatis differt.

Distributio. Centr. Nepal (Okhaldhunga, Dhading, Baglung). Endemic Nepali.

Прикорневые листья в очертании округло-яйцевидные, в основании почковидные, опушенные, 3-рассеченные, 1.5—2.5 см дл., 2.5—3.5 см шир., на череш-

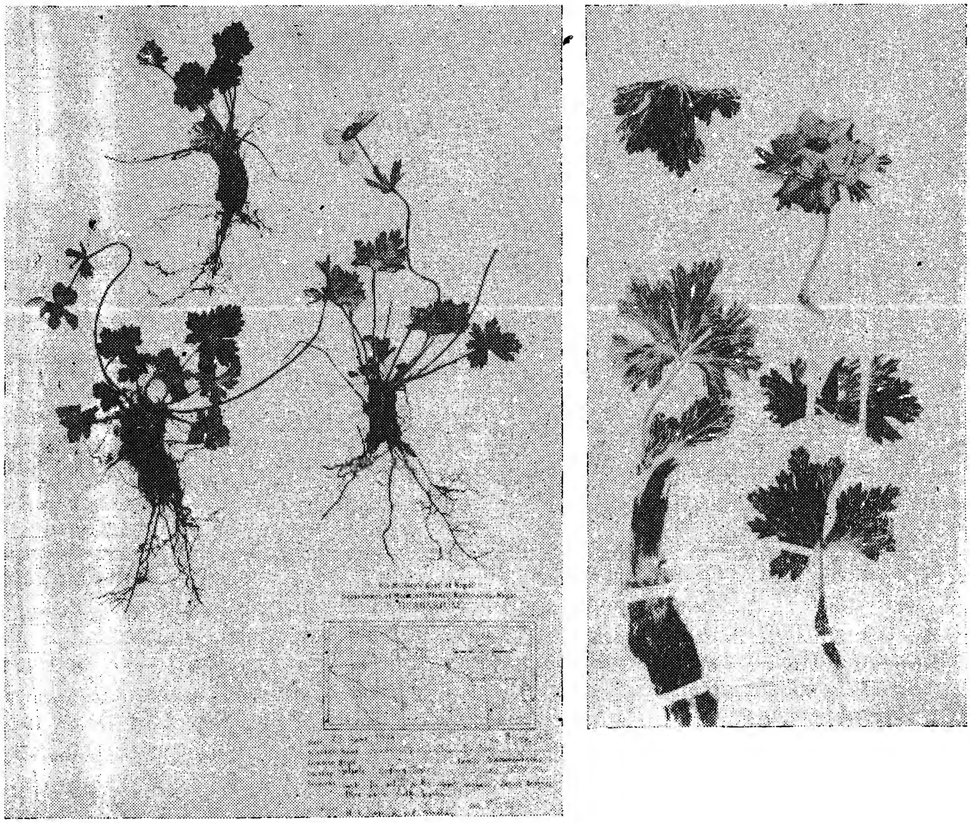


Рис. 3. Типы *Anemone obtusiloba* subsp. *nepalensis* (*1*), *A. smithiana* subsp. *sericea* (*2*).

ках 3—5 см дл., с сидячими, в очертании обратнояйцевидными, 3-раздельными долями, по краю крупнопильчатыми или глубоко острогородчатыми сегментами. Листья покрывала сидячие, в очертании обратнояйцевидные, 1—1.2 см дл., 0.8—1 см шир., 3-рассеченные, в числе 3. Цветоносные побеги слабоопушенные, в числе 1—3. Чашелистики белые, у основания окрашенные в синий цвет, эллиптические, слегка заостренные или обратнояйцевидные, в числе 5. Тычинки около 5 мм дл. Плодолистики опушенные, 2—3 мм дл. Орешки (незрелые) овальные, сжатые, с прямыми носиками, покрытые жесткими волосками, 3—4 мм дл., 1—1.5 мм шир.

Тип: «Nepal, Jaljale, 3500 m, 23 June 1979, H. K. Saiju and S. R. Tuladhar» (KATH!) (рис. 3, *1*).

2900—3500 м над ур. м., горные елово-рододендроновые леса.

Центральный Непал (Баглунг, Окхалдунга, Дхадинг). Эндемик Непала (рис. 2, *4*).

Родство. От типового подвида отличается округло-яйцевидными листьями, по краю глубоко острогородчатыми или зубчатыми.

3. *A. rupestris* Wall. ex Hook. fil. et Thoms. 1855, Fl. Ind. 1 : 21, p. p.; Wall. 1831, Cat. n° 4696, nom. nud. — *A. bhutanica* Tamura, 1962, Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto), 19 : 75. — *A. wardii* Marquand et Shaw, 1929, J. Linn. Soc. London (Bot.), 48 : 155.

Лектотип: «Nepal, Gosaingsthan, Wallich» (iso — K!).

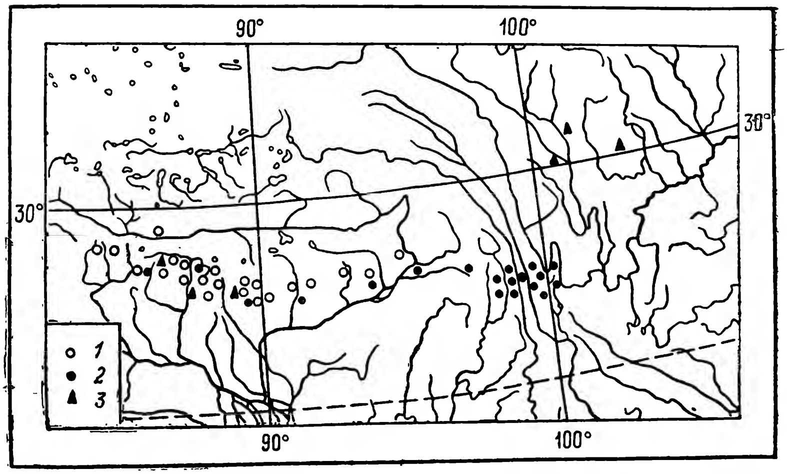


Рис. 4. Распространение *Anemone rupestris* subsp. *rupestris* (*1*), subsp. *polycarpa* (*2*), subsp. *gelida* (*3*).

1. Прикорневые листья глубоко 3-рассеченные, с 3—5 раздельными долями. Плодолистики голые, в числе 6—10 . . . . . . 3а. subsp. *rupestris*
+ Прикорневые листья глубоко 3-рассеченные, с рассеченными долями. Плодолистики многочисленные (более 10), опушенные . . . . 2.
2. Прикорневые листья по краю заостренные. Плодолистики 40—80, покрыты густыми волосками . . . . 3б. subsp. *polycarpa*
+ Прикорневые листья по краю городчатые. Плодолистики 10—20, слабоопушенные . . . . 3в. subsp. *gelida*

3а. subsp. *rupestris*. — *A. rupestris* var. *wallichii* Brühl, 1896, Ann. Bot. Gard. (Calcutta), 5, 2 : 80. — *A. rupestris* var. *pusilla* Brühl, 1896, l. c. : 81. — *A. rupestris* subsp. *gelida* Lauener, 1960, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 23 : 200, nom. illeg. p. p. excl. typo, non *A. gelida* Maxim.

3000—4800 м над ур. м., субальпийские и альпийские луга с зарослями рододендронов.

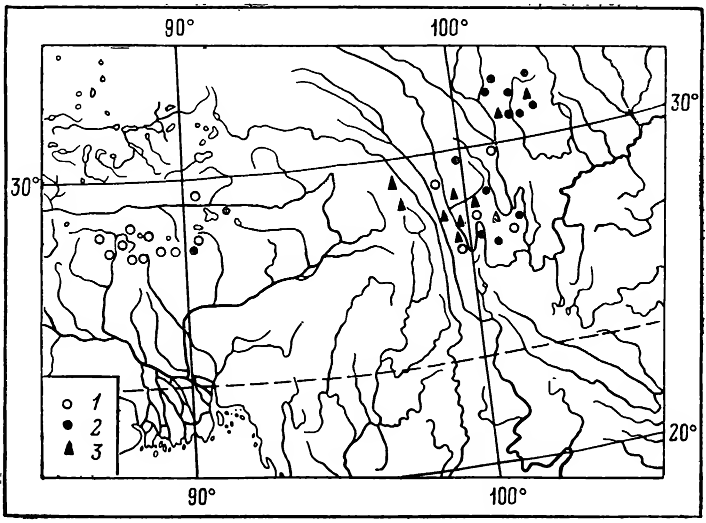


Рис. 5. Распространение *Anemone trullifolia* var. *trullifolia* (*1*), var. *linearis* (*2*), var. *holophylla* (*3*).

Центральный Непал (Мустанг, Мананг, Долкха, Расува, Ламзунг), Восточный Непал (Возпур, Дханкута, Санкхувасава). Общ. распр.: Китай (Тибет: Южн., Юньнань), Индия (Сикким, Ассам), Бутан (рис. 4, *1*).

3б. subsp. *polycarpa* (Evans) W. T. Wang, 1980, Fl. Reip. Pop. Sin. 28, 2 : 43. — *A. polycarpa* Evans, 1921, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 13 : 154. — *A. obtusiloba* subsp. *saxicola* Brühl, 1896, Ann. Bot. Gard. (Calcutta), 5, 2 : 78. — *A. saxicola* (Brühl) Tamura et Kitam. 1955, Fauna Fl. Nep. Himalaya: 125.

Тип: «China, Yunnan, Mekong-Salween divide, lat. 28°10′ N, alt. 3660 m, September 1914, n° 13320, G. Forrest (E!).

3000—5000 м над ур. м., каменистые осыпи на альпийских лугах.

Центральный Непал (Ламзунг), Восточный Непал (Таплезунг). Общ. распр.: Китай (Юньнань), Индия (Сикким, Ассам: Сев.), Бутан (рис. 4, *2*).

3в. B. subsp. *gelida* (Maxim.) Lauener, 1960, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 23 : 199. — *A. gelida* Maxim. 1890, Acta Horti Petropol. 11 : 21.

Тип: «China, Szetschuan, valle fl. Kserntso alpe Su-Yeshan, 2700 m, ad limitem nivis aeternae, 11 August 1855, Potanin, (LE!, iso — K!).

2700—4600 (5000) м над ур. м., на открытых травянистых склонах и лугах.

Центральный Непал (Расува, Долкха), Восточный Непал (Таплезунг, Санкхувасавс). Общ. распр.: Китай (Сычуань), Индия (Сикким), Бутан (рис. 4, *3*).

4. *A. trullifolia* Hook. fil. et Thoms. Fl. Ind. 1 : 22. — *A. obtusiloba* subsp. *trullifolia* (Hook. fil. et Thoms.) Brühll, 1896, Ann. Bot. Gard. (Calcutta), 5, 2 : 77.

Тип: «Sikkim, 3350—4570 m, J. D. Hooker» (K!).

1. Листья 3-лопастные, в основании клиновидные, их длина равна ширине или в 2 раза больше . . . . 4а. var. *trullifolia*
+ Листья цельные, в основании оттянутые, на вершине цельнокрайные, зубчатые или городчатые, длина в 3 раза больше ширины . . . . 2.
2. Вершина листовой пластинки 3—5-городчатая . . . 4в. var. *holophylla*
+ Вершина листовой пластинки 3—5-зубчатая или цельнокрайная . . . . 4б. var. *linearis*

4а. var. *trullifolia*. — *A. obtusiloba* subsp. *trullifolia* (Hook. fil. et Thoms.) Brühl, 1896, Ann. Bot. Gard. (Calcutta), 5, 2 : 77. — *A. trullifolia* var. *typica* Finet et Gagnep. 1904, Bull. Soc. Bot. France, 51 : 61.

3000—4600 (4875) м над ур. м., влажные тенистые рододендроновые леса и альпийские луга.

Восточный Непал (Терахтхум, Возпур, Таплезунг). Общ. распр.: Китай (Тибет, Сычуань, Юньнань), Индия (Сикким), Бутан (рис. 5, *1*).

4б. var. *linearis* (Brühl) Hand.-Mazz. 1939, Acta Hort. Götoburg. 13 : 178. — *A. obtusiloba* subsp. *trullifolia* var. *linearis* Brühl, 1896, Ann. Bot. Gard. (Calcutta), 5, 2 : 77. — *A. trullifolia* var. *souliei* Finet et Gagnep. 1904, Bull. Soc. Bot. France, 51 : 62.

Тип: «West Szechuan and Tibetian frontier, chiefly near Tachienlu, 2745—4115 m, n° 493, A. Pratt» (BM!).

2800—4900 м над ур. м., влажные каменистые открытые, реже поросшие кустарниками, субальпийские и альпийские луга.

Общ. распр.: Китай (Ганьсу, Цинхай, Тибет: Вост. и Южн., Сычуань, Юньнань) (рис. 5, *2*).

4в. var. *holophylla* Diels, 1912, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 5 : 263. — *A. coelestina* Franch. f. *holophylla* (Diels) Comber, 1934, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 18 : 226.

Тип: «Eastern flank of the Lichiang range, 3050—3350 m, May 1906, n° 2166, G. Forrest» (E, iso — BM!).

3000—4900 м над ур. м., влажные светлые каменистые субальпийские и альпийские луга.

Общ. распр.: Китай (Сычуань, Юньнань) (рис. 5, *3*).

Sect. 2. *Omalocarpus* DC. 1818, Syst. Nat. 1 : 212; Tamura, 1967, Sci. Rep. (Osaka Univ.), 16, 2 : 27. — Sect. *Homalocarpus* (DC.) Spach, 1839, Hist. Nat. Vég. Phanérog. 7 : 249. — Gen. *Homalocarpus* (DC.) Schur, 1866, Enum. Plant. Transs. : 3.

Лектотип: *A. narcissiflora* L.

Ser. 1. *Involucratae* Ulbr. 1906, Bot. Jahrb. 37 : 263.

Лектотип: *A. narcissiflora* L.

5. *A. demissa* Hook. fil. et Thoms. 1855, Fl. Ind. 1 : 23. — *A. narcissiflora* var. *demissa* (Hook. fil. et Thoms.) Finet et Gagnep. 1904, Bull. Soc. Bot. France, 51 : 74. — *Anemonastrum demissum* (Hook. fil. et Thoms.) Holub, 1973, Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 8 : 165.

Тип: «In Himalayae orientalis provincia Sikkim, alt. 13 000—16 000 ped. 15 July 1949, J. D. Hooker» (K!).

1. Цветоносный побег 15—40 см выс. Чашелистики 0.8—1.7 см дл., 0.6—1 см шир. 5а. subsp. *demissa*

+ Цветоносный побег 5—15 (20) см выс. Чашелистики 0.4—0.6 см дл., 0.3—0.4 см шир. . . . . 5б. subsp. *villosissima*

5а. subsp. *demissa*

2800—5000 м над ур. м., открытые каменистые россыпи на субальпийских и альпийских лугах.

Центральный Непал (Кхумбу, Рамечхап, Расува), Восточный Непал (Пачтхар, Таплезунг, Санкхувасава). Общ. распр.: Китай (Тибет, Сычуань, Юньнань), Индия (Сикким), Бутан, Бирма (рис. 6, *1*).

5б. **subsp. villosissima (Brühl) Chaudhary comb. nov.** — *A. demissa* var. *villosissima* Brühl, 1896, Ann. Bot. Gard. (Calcutta), 5, 2 : 81.

Лектотип: «India, Jogri, 3965 m, 22 June 1892, n° 195, G. Gammie» (iso — BM!).

3800—5500 м над ур. м., влажные и открытые луга.

Восточный Непал (Возпур, Дханкута, Санкхувасава). Общ. распр.: Китай (Ганьсу: Южн., Тибет: Юго-Вост., Сычуань, Юньнань), Индия (Сикким), Бутан (рис. 6, *2*).

6. *A. smithiana* Lauener et Panigrahi, 1975, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 33 : 491.

Тип: «Nepal, Telley, 4270—4575 m, 1930, n° 460, L. Dhwoj» (E!, iso — BM!).

1. Прикорневые листья с 3—5-раздельными долями, слабоопушенными, по краю городчатыми . . . . 6а. subsp. *smithiana*

+ Прикорневые листья с 3—5 глубоко раздельными долями, длинными и густо шелковисто-опушенными, по краю крупнопильчатыми . . . . 6б. subsp. *sericea*

6а. subsp. *smithiana*

3300—4600 м над ур. м., открытые каменистые склоны, луга и березовые леса.

Центральный Непал (Расува, Долкха, Дхадинг, Мустанг, Мананг), Восточный Непал (Пачтхар, Таплезунг). Общ. распр.: Китай (Тибет Южн.: Цзилун, Неламу), Индия (Сикким, Ассам), Бутан (рис. 7, *1*).

6б. **subsp. sericea Chaudhary subsp. nov.** — Folia radicalia circuitu rotundato-cordata, basi cordata vel reniformia, 3—5-secta, sericeo-pubescentia, 3—5 cm longa, 5—10 cm lata, petiolis 5—20 cm longis, segmentis sessilibus circuitu obovatis, 3—5-partitis, margine grosse serratis. Folia caulina 3, sessilia, circuitu obovata, sericeo-pubescentia, 3-partita, 2.5—3.5 cm longa, 3—3.5 cm

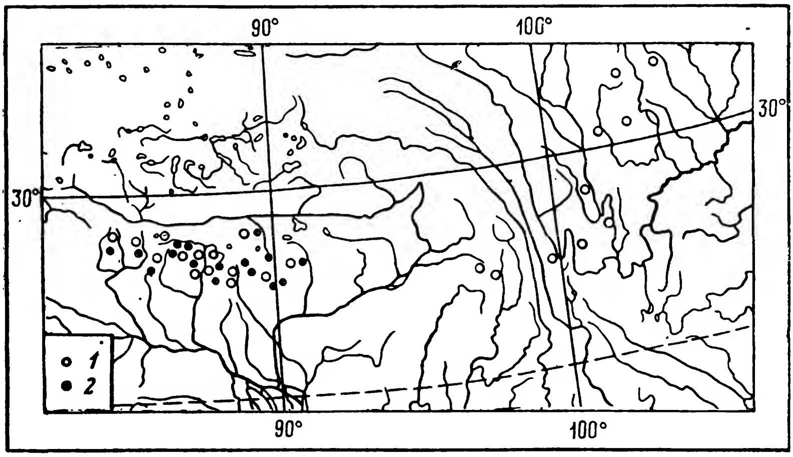


Рис. 6. Распространение *Anemone demissa* subsp. *demissa* (*1*), subsp. *villosissima* (*2*).

lata. Caules floriferi 1—3, longe sericeo-pubescentia. Sepala alba, lutea, pallidelutea, pallide-rosea, violacea, valde compressae.

Typus: «Sikkim superior, May 1885, n° 46388 B, C. B. Clarke» (LE!).

Paratypus: «Sikkim superior, May 1885, n° 46388 A, C. B. Clarke» (BM!). 3300—4400 m s. m., rododendreta aperta, decliva lapidosia.

Affinitas. A subspecie typica foliis radicalibus longe sericeo-pubescentibus, profundo tri-penta-partitis, margine grosse serratis differt.

Distributio. East Nepal (?), India NE: (Sikkim, Assam), Bhutan.

Прикорневые листья в очертании округло-сердцевидные, в основании сердцевидные или почковидные, шелковисто-опушенные, 3—5-рассеченные, 3—5 см дл., 5—10 см шир., на черешках 5—20 см дл., с сидячими, в очертании обратнояйцевидными, 3—5-раздельными, по краю крупнозубчатыми сегментами. Листья покрывала сидячие, в очертании обратнояйцевидные, шелковисто-опушенные, 3-раздельные, 2.5—3.5 см дл., 3—3.5 см шир., в числе 3. Цветоносные побеги с длинным шелковистым опушением, в числе 1—3. Чашелистики белые, желтые, бледно-желтые, бледно-розовые, фиолетовые. Тычинки около 4—5 мм дл. Плодолистики голые. Орешки широкоовальные, сильно сжатые с боков.

Тип: «Sikkim superior, May 1885, n° 46388 B, C. B. Clarke» (LE!) (рис. 3, *2*).

Паратип: «Sikkim superior, May 1885, n° 46388 A, C. B. Clarke» (BM!).

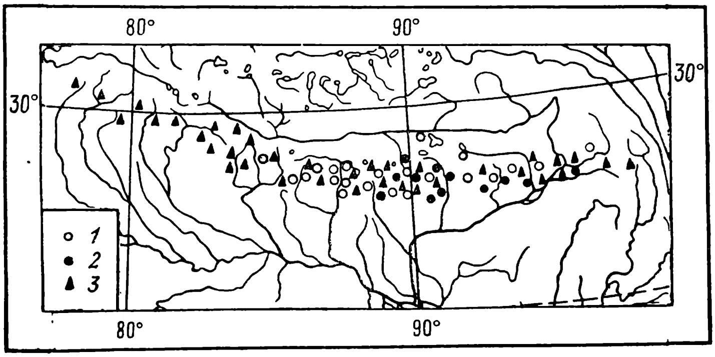


Рис. 7. Распространение *Anemone smithiana* subsp. *smithiana* (*1*), subsp. *sericea* (*2*); *A. elongata* (*3*).

3300—4440 м над ур. м., открытые рододендроновые леса, каменистые склоны.

Распространение: Восточный Непал (?), Индия (Сев.-Вост.: Сикким, Ассам), Бутан (рис. 7, *2*).

Родство: Отличается от типового подвида длинно и густо шелковистоопушенными прикорневыми листьями, с глубоко 3—5-раздельными по краю крупнопильчатыми долями.

7. *A. elongata* D. Don, 1825, Prodr. Fl. Nep.: 194. — *Anemonastrum elongatum* (D. Don) Holub, Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 8 : 165. — *Anemone rivularis* auct. non Buch.-Ham. ex DC.: Wall. 1831, Cat. n° 4692.

Тип: «Nepal, Gosaingsthan, Wallich» (LE!).

1800—3700 м над ур. м., тенистые влажные дубово-рододендроновые, можжевельниковые пихтовые леса, луга.

Западный Непал (Базанг, Баджура, Ашам, Байтади, Дарчула), Центральный Непал (Баглунг, Мананг, Ламзунг, Расува, Катманду, Макбанпур, Долкха), Восточный Непал (Возпур, Дханкута, Санкхувасава). Общ. распр.: Индия (Кумаон, Сикким, Ассам), Бутан, Бирма (Сев.) (рис. 7, *3*).

Ser. 2. *Involucellatae* Ulbr. 1906, Bot. Jahrb. 37 : 267.

Лектотип: *A. polyanthes* D. Don.

8. *A. polyanthes* D. Don, 1825, Prodr. Fl. Nep.: 194. — *A. longiscapa* Wall. 1831, Cat. n° 4691, nom. nud. — *A. villosa* Royle, 1834, Ill. Bot. Himalaya Mount.: 52. — *A. scaposa* Edgew. 1846, Trans. Linn. Soc. (London), 20 : 27. — *A. narcissiflora* var. *polyanthes* (D. Don) Finet et Gagnep. 1904, Bull. Soc. Bot. France, 51 : 75. — *Anemonastrum polyanthes* (D. Don) Holub, 1973, Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 8 : 165.

Тип: «Nepal, Gosaingsthan, Wallich» (CAL?).

2700—4400 м над ур. м., влажные тенистые березовые и еловые леса, субальпийские луга.

Западный Непал (Базанг, Баджура, Мугу, Дарчула), Центральный Непал (Синдхупалчок, Долкха, Рамечхап, Мананг), Восточный Непал (Пачтхар, Таплезунг, Терахтхум). Общ. распр.: Китай (Тибет: Южн.), Индия (Кашмир, Химачал Прадеш: Лахул; Симла, Кумаон, Сикким, Ассам), Бутан (рис. 8, *1*).

Sect. 3. *Fuscopurpureae* Tarasevich et Chaudhary, 1987, Бот. журн. 72 : 895.

Тип: *A. fuscopurpurea* Hara.

9. *A. fuscopurpurea* Hara, 1973, J. Jap. Bot. 48 : 353.

Тип: «E. Nepal, Banduke pokhari Saju pokhari, 4200—4000 m, 15 June 1972, n° 721252, Kanai et al.» (TI).

3600—4000 м над ур. м.

Восточный Непал (Таплезунг, Санкхувасава, Терахтум). Эндемик Восточного Непала (рис. 8, *2*).

Sect. 4. *Anemone* — Sect. *Anemonanthea* DC. 1818, Syst. Nat.: 196, p. p. — Sect. *Anemonospermos* DC. 1818, l. c.: 208, p. p. — Sect. *Oriba* (Adans.) Spach, 1839, Hist. Nat. Vég. Phanérog. 7 : 246. — Sect. *Phaeandra* Spach, 1839, l. c.: 249. — Sect. *Eriocephalus* Hook. fil. et Thoms. 1855, Fl. Ind. 1 : 20, p. p.

Ser. 1. *Rupicolae* Tamura ex Chaudhary et Trifonova, 1988, Бот. журн., т. 73, № 6, с. 803—817.

Тип: *A. rupicola* Cambess.

10. *A. rupicola* Cambess. 1844, Voy. Bot. 4 : 5.

Лектотип: «Supra jugum Pir Panjal in regio Cachemir, alt. circa 4000 m, 21 June 1831, n° 557, Jacquemont» (P!).

1. Прикорневые листья сердцевидные, края листьев пильчатые. Рыльце пестиков тупое . . . . 2.

+ Прикорневые листья сердцевидные или почковидные, края листьев зубчатые или городчатые. Рыльце пестиков шиловидное . . . . 3.

2. Листья голые или слабоопушенные, края листьев мелкопильчатые . . .

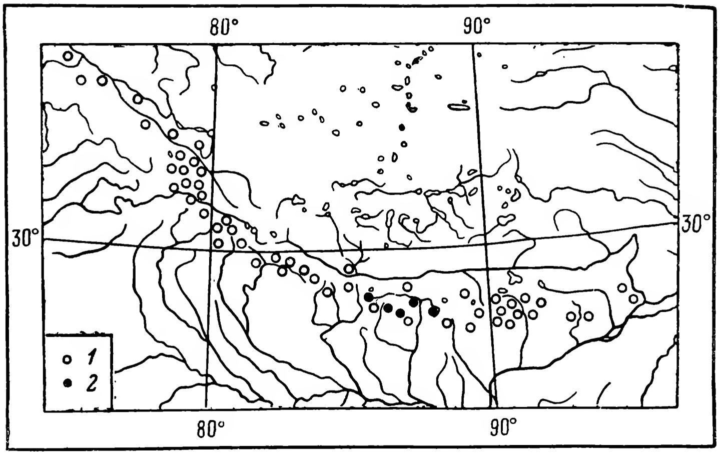


Рис. 8. Распространение *Anemone polyanthes* (*1*); *A. fuscopurpurea* (*2*).

. . . . 10а. subsp. *rupicola*

+ Листья голые, края листьев глубокопильчатые . . . . 10в. subsp. *laceratoincisa*

3. Листья сердцевидные с шелковистым опушением, края листьев зубчатые . . . . 10б. subsp. *sericea*

+ Листья почковидные, голые с городчатым краем . . . 10г. subsp. *reniformis*

10а. subsp. *rupicola*

(2200) 2700—4800 м над ур. м., влажные, открытые сосновые, березовые, реже рододендроновые леса.

Западный Непал (Ашам, Баджура, Базанг, Дарчула, Джумла, Рукум), Центральный Непал (Баглунг, Мустанг, Долкха, Нувакот, Ламзунг, Мананг), Восточный Непал (Возпур, Пачтхар, Кхумбу). Общ. распр.: Китай (Тибет:

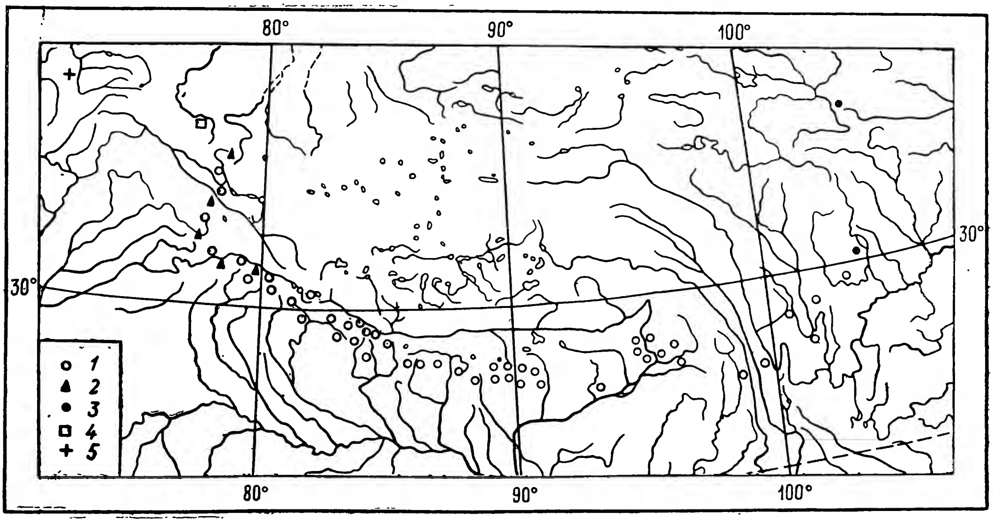


Рис. 9. Распространение *Anemone rupicola* subsp. *rupicola* (*1*), subsp. *sericea* (*2*), subsp. *laceratoincisa* (*3*), subsp. *reniformis* (*4*); местонахождение *A. wendelboi* (*5*).

Южн., Сычуань, Юньнань), Пакистан (Хазара, Гилгит, Сиран), Индия (Кашмир, Химачал Прадеш: Лахул, Кумаон, Пенджаб, Сикким), Бутан (Пантотанг: Тсампа) (рис. 9, *1*).

10б. subsp. *sericea* (Hook. fil. et Thoms.) Chaudhary, 1987, Бот. журн. 72 : 823.

Тип: «India, Zaunsar, 4575 m, J. D. Hooker» (K!).

2700—4600 м над ур. м., влажные и открытые дубовые леса и луга.

Общ. распр.: Пакистан (Хазара, Гилгит), Индия (Кашмир: Ладак; Заунсар) (рис. 9, *2*).

10в. subsp. *laceratoincisa* (W. T. Wang) Chaudhary, 1987, Бот. журн. 72 : 824.

Тип: «Kansu, Wexien Yazia, n° 125, coll. ignot.» (PE!).

4000—4600 м над ур. м.

Общ. распр.: Китай (Ганьсу, Сычуань) (рис. 9, *3*).

10г. subsp. *reniformis* Chaudhary, 1987, Бот. журн., 72 : 825.

Тип: «Karakoram range, upper end Hushe valley, alt. 3810—3965 m, n° 6136, G. L. Webster and E. Nasir» (holo — S!, iso — K!).

3800—4000 м над ур. м., влажные луга.

Известен только по типовому образцу из Каракорума, возможно нахождение в Западных Гималаях (рис. 9, *4*).

11. *A. wendelboi* Chaudhary, 1987, Бот. журн. 72 : 825.

Тип: «Pakistan, Chitral, above Marmano Shal, circa 4000 m, 8 July 1950, Wendelbo» (S!).

4000 м над ур. м.

Известен только по типовому образцу из Пакистана (Читрала), возможно нахождение в Западных Гималаях (рис. 9, *5*).

Ser. 2. *Anemonospermos* (DC.) Ulbr. 1906, Bot. Jahrb. 37 : 205.

Лектотип: *A. vitifolia* Buch.-Ham. ex DC.

12. *A. vitifolia* Buch.-Ham. ex DC. 1818, Syst. Nat. 1 : 211. — *A. vitifolia* var. *tomentosa* Ulbr. 1906, Bot. Jahrb. 37 : 252. — *Eriocapitella vitifolia* (Buch.-Ham.) Nakai, 1941, Jap. J. Bot. 17 : 269.

Тип: «Nepal, Lamba, 18 July 1802, Buchanan» (BM!).

(1200) 1500—3300 м над ур. м., тенистые, влажные леса, реже по опушкам.

Западный Непал (Дарчула, Байтади, Базанг, Джумла, Ролпа, Рукум, Суркхет), Центральный Непал (Мустанг, Мананг, Дхадинг, Расува, Катманду, Каски, Мянгди), Восточный Непал (Таплезунг, Илам, Возпур, Дханкута). Общ. распр.: Китай (Тибет: Юго-Вост. и Южн., Сычуань: Юго-Зап., Юньнань), Пакистан, Индия (Кашмир, Кумаон, Химачал Прадеш: Симла, Пенджаб, Сикким, Ассам), Бутан, Бирма (Сев.) (рис. 10).

Sect. 5. *Rivularidium* Jancz. 1890, Bull. Intern. Acad. Sci. Cracovie (Sci. nat.): 300. — Sect. *Anemonospermos* DC. 1818, Syst. Nat. 1 : 208, p. p. (excl. typo).

Лектотип: *A. rivularis* Buch.-Ham. ex DC.

13. *A. rivularis* Buch.-Ham. ex DC. 1818, Syst. Nat. 1 : 211. — *A. geraniifolia* Wall. 1831, Cat. n° 4693, nom. nud. — *A. hispida* Wall. 1831, Cat. n° 4698, nom. nud. — *A. wightiana* Wall. ex Wight et Arn. 1834, Prodr. Fl. Ind. Or. 1 : 3. — *A. dubia* Wall. ex Wight et Arn. 1834, l. c. : 3. — *A. saniculifolia* Lévl. 1909, Feddes Repert. 7 : 383. — *A. esquirolli* Lévl. 1910, ibid 8 : 58. — *A. longipes* Tamura, 1954, Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto), 15 : 192, fig. 1.

Тип: «Nepal, Chitlong, 12 April 1802, Buchanan» (BM!).

1. Чашелистики яйцевидные или продолговато-эллиптические, 1—1.6 см дл., 0.6—0.8 см шир. Орешки 0.8—1 см дл. . . . . . 13а. subsp. *rivularis*
+ Чашелистики продолговатые или обратнояйцевидные, 0.7—1 см дл., 0.4—0.6 см шир. 13б. subsp. *barbulata*

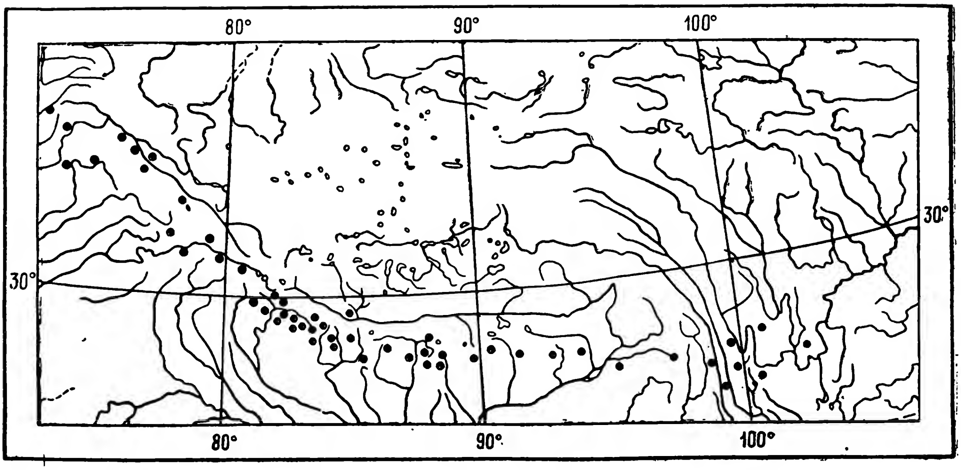


Рис. 10. Распространение *Anemone vitifolia.*

13а. subsp. *rivularis*

(1300) 1800—3900 м над ур. м., влажные светлые дубово-рододендроновые леса. Западный Непал (Дарчула, Джумла, Каликот, Данг, Долпа, Баджура), Центральный Непал (Баглунг, Мустанг, Мананг, Расува, Долкха), Восточный Непал (Окхалдунга, Возпур, Таплезунг, Кхотанг). Общ. распр.: Китай (Ганьсу, Цинхай, Тибет: Юго-Вост., Сычуань, Юньнань, Гуйчжоу), Индия (Кашмир, Кумаон, Сикким, Ассам, Мадрас), Бутан, Бирма, Шри Ланка (рис. 11, *1*).

13б. subsp. *barbulata* (Turcz.) Ulbr. 1906, Bot. Jahrb. 37 : 234. — *A. barbulata* Turcz. 1837, Bull. Soc. Nat. Mosc. 7 : 149. — *A. rivularis* var. *barbulata* Turcz. ex Fedtsch. 1928, in Liu, Fl. Chili: 94. — *A. rivularis* var. *flore-minore* Maxim. 1889, Fl. Tang.: 6. — *A. rivularis* var. *lutea* Ulbr. ex Hand.-Mazz. 1940,

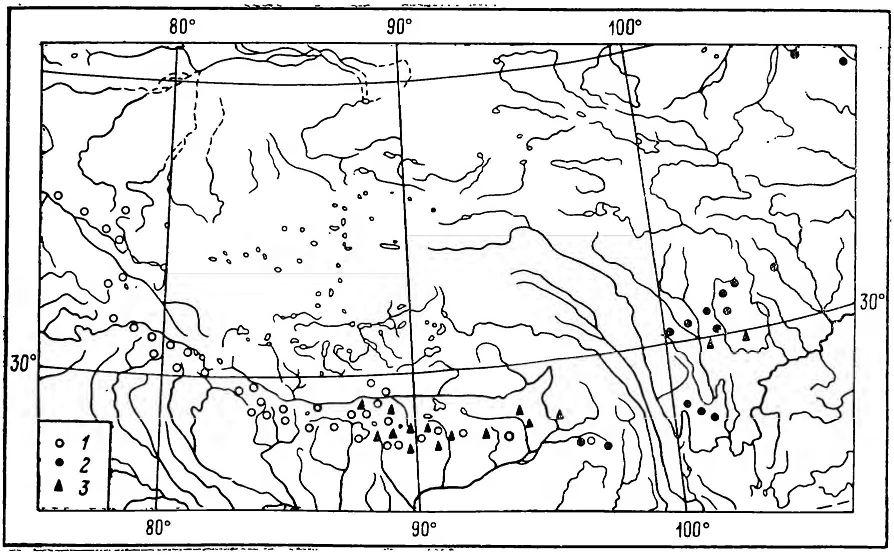


Рис. 11. Распространение *Anemone rivularis* subsp. *rivularis* (*1*), subsp. *barbulata* (*2*); *A. griffithii* (*3*).

Acta Horti Götoburg. 33 : 176. — *Ranunculus moellendorfii* Hance, 1879, J. Bot. (London), 8 : 7.

Лектотип: «China occidentalis, regio Tangut prov. Kansu, ad fl. Mudshik-che, 9000′ s. m. secus rivulos in pratis frequens, 16 (st. nov.) Juni 1880, n° 276, N. Przewalski» (LE!).

(1200) 1700—3200 м над ур. м., светлые леса, их опушки и луга.

Общ. распр.: Китай (Внутр. Монголия: юг, Дачаншянь, Улашан; Джунгария; Ганьсу; Шэньси; Шаньси; Цинхай: Вост.; Тибет; Сычуань) (рис. 11, *2*).

Sect. 6. *Sylvia* Spach, 1839, Hist. Nat. Vég. Phanérog.: 234. — Sect. *Anemonanthea* DC. 1818, Reg. Veg. Syst. Nat. 1 : 196, p. p.; nom. illeg. — *Sylvia* Gaudin, 1828, Fl. Helv. 3 : 490, p. p., stat. indefin.

Тип: *A. nemorosa* L.

14. *A. griffithii* Hook. fil. et Thoms. 1855, Fl. Ind. 1 : 21.

Тип: «Sikkim, Lachen valley, 2440—2745 m, 1836, J. D. Hooker» (K!).

(1650) 2400—3400 м над ур. м., влажные елово-тсуговые леса.

Общ. распр.: Китай (Тибет: Южн.; Сычуань), Индия (Сикким, Ассам), Бутан (рис. 11, *3*).

Приношу искреннюю благодарность моему научному руководителю А. Л. Тахтаджяну, а также Н. Н. Цвелеву, С. К. Черепанову, Ю. Л. Меницкому и М. Л. Самутиной за консультации и ценные советы.

ЛИТЕРАТУРА

Тарасевич В. Ф., Чаудхари Р. П. Палинологическое изучение видов рода *Anemone* (*Ranunculaceae*) Непала в связи с систематикой. — Бот. журн., 1987, т. 72, № 7, с. 887—897. — *Чаудхари Р. П.* Таксономия *Anemone rupicola* (*Ranunculaceae*) и новый вид из Гималаев. — Бот. журн., 1987, т. 72, № 6, с. 820—827. — *Юзепчук С. В.* Род Ветреница (*Anemone* L.) — В кн.: Флора СССР. Т. 7. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937, с. 236—282. — Brühl P. A century of new and rare Indian plants. — An. Bot. Gard. Calcutta, 1896, vol. 5, pt 2, p. 71—83. — *Cambessedes J.*, *Anemone rupicola* Cambess. — In: V. Jacquemont. Voyage dans l'Inde. Botanique. Vol. 4. Paris, 1844, p. 5. — *De Candolle A. P.* Regni vegetabilis systema naturale. I. Paris, 1818. 564 p. — *Don D.* Prodromus florae Nepalensis. London, 1825. 256 p. — *Hara H.* New or noteworthy flowering plants from Eastern Himalaya 13. — J. Jap. Bot., 1973, N 48, p. 353—361. — *Hara H. Anemone* L. — In: A. Hara. An enumeration of flowering plants of Nepal. Vol. 2. London, 1979, p. 11—13. — *Hooker J. D.*, *Thomson T. Ranunculaceae.* — In: Flora Indica. Vol. 1. London, 1855, p. 1—25. — *Janczewski E.* Études comparées sur le genre *Anemone*. I. Fruit II. Germination. — Bul. Intern. Acad. Sci. Cracovie (Sci. Nat.), 1890, p. 298—303. — *Janczewski E.* Zawilec (*Anemone* L.) Studyim morfologiczne czesc I, II. — Rozpr. Akad. Um. (Mat.-Przyr.), 1892, ser. 2, t. 2, p. 184—214. — *Janczewski E.* Zawilec (*Anemone* L.) Studyum morfologiczne, czesc III. — Rozpr. Akad. Um. (Mat.-Przyr.), 1896, ser. 2, t. 7, p. 203—222. — *Lauener L. A.* Notes on *Anemone obtusiloba* and its allies. — Not. Roy. Bot. Gard. Edinb., 1960, vol. 23, N 2, p. 179—201. — *Lauener L. A.*, *Panigrahi G.* A new Himalayan species of *Anemone*. — Not. Roy. Bot. Gard. Edinb., 1975, vol. 33, N 3, p. 491—492. — *Malla S. B.*, *Shrestha A. B.*, *Rajbhandari S. B. et al.* (Ed.). Catalogue of Nepalese vascular plants. — Bul. Dept. Med. Plants Nepal, 1976, N 7. 211 p. — *Prantl K. Anemone* L. — In: K. Prantl. Beitrage zur Morphologie und Systematik der Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. Leipzig, 1888, Bd 9, S. 225—273. — *Pritzel G. A.* Anemonarum revisio. — Linnaea, 1841, Bd 15, S. 561—598. — *Spach E. M. Anemone* L. — In: E. M. Spach. Histoire naturelle des vegetaux Phanerogames. T. Paris, 1839, p. 242—256. — *Tamura M.* Morphology, ecology and phylogeny of the *Ranunculaceae.* VII. — Sci. Rep., Osaka Univ., 1967, vol. 16, N 2, p. 21—43. — *Ulbrich E.* Über die systematische Gliederung und geographische Verbreitung der Gattung *Anemone* L. — Bot. Jahrb., 1906, Bd 37, Hf 23, S. 172—334. — *Wang Wein-Tsai. Anemone* L. — Flora Reip. Pop. Sin., 1980, t. 28, N 2, p. 1—56; 349—351.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 XI 1987.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.683 : 2 (479.24)

Р. К. Аскерова, Н. А. Мамедов

НОВЫЕ РОДЫ СЕМЕЙСТВА *BRASSICACEAE* ДЛЯ АЗЕРБАЙДЖАНА (АПШЕРОН)

R. K. ASKEROVA, N. A. MAMEDOV. NEW GENERA OF THE *BRASSICACEAE* FAMILY IN AZERBAIJAN (APSHERON)

Сообщается о новых для флоры Азербайджана родах сем. *Brassicaceae*: *Berteroa*, *Lobularia*, *Diplotaxis* (указание в литературе о произрастании последнего рода на западе республики ошибочно). Впервые также собраны представители рода *Cheiranthus* в природных условиях Апшерона, ранее известного здесь только в культуре.

В результате флористического исследования Апшеронского п-ова и северных прикаспийских районов республики, проводимого с целью изучения адвентивной флоры, было выявлено несколько родов из сем. *Brassicaceae*, которые ранее для флоры АзССР не указывались.

Обнаруженные виды родов несомненно имеют адвентивное происхождение, но пути проникновения их в природную флору республики различны.

Berteroa incana (L.) DC. Двулетний, евразиатский вид.

В пределах Кавказа собирался в Предкавказье, Центральном Кавказе и Юго-Западном Закавказье. Отмечен для Армении и Грузии (Флора Армении, 1966; Флора Грузии, 1979), и лишь о произрастании этого вида в АзССР в литературе сведений не имеется.

Между тем еще в 1925 г. *B. incana* был найден П. В. Гурийским на Апшероне. Однако на этот факт не было обращено внимания, как мы предполагали, потому что единственный гербарный лист Гурийского представлен в виде небольшой веточки со зрелыми стручочками (на его этикетке указан Апшерон, без отметки более точного местонахождения).

В 1958 г. *B. incana* повторно был собран на Апшероне близ ж.-д. ст. Насосная Н. Мамедовым; 60-летний разрыв в сборах свидетельствует о спорадическом заносе этого вида на территорию АзССР.

АзССР, Апшерон, на сухих глинистых склонах, V 1925, П. Гурийский (ВАК); Апшерон, близ ж.-д. ст. Насосная, 20 VI 85, Н. Мамедов (ВАК).

Lobularia maritima (L.) Desv. Многолетний вид, в настоящее время известен как культивируемое декоративное растение. На Кавказе в природных условиях встречается в Предкавказье и Западном Закавказье.

В литературе имеются сведения о произрастании *L. maritima* в Армении и Грузии как заносного декоративного растения (Гроссгейм, 1949; Флора Армении, 1966; Флора Грузии, 1979).

С 80-х годов этот вид выращивается в парках и скверах Баку, где в настоящее время он натурализовался и произрастает в естественных условиях, вне ухоженных участков.

Обращают на себя внимание своим менее декоративным видом образцы, собранные в г. Баку в парке им. С. М. Кирова; листочки венчика у них совершенно белые, лишенные золотистых оттенков и более короткие; растение в целом слабее опушено шелковистыми волосками.

Апшерон, г. Баку, парк им. Низами, 10 VI 1985, Н. Мамедов (ВАК); Апшерон, г. Баку, парк им. С. М. Кирова, 10 VI 1986, А. Аскеров (ВАК).

Diplotaxis muralis (L.) DC. Одно- или двулетний европейский вид. Во всех флористических работах по Кавказу приводится для Предкавказья и Западного Закавказья.

Во «Флоре Азербайджана» (1953) на основании одного гербарного экземпляра, находящегося в Гербарии Института ботаники АН АзССР, ошибочно указан для Куринской равнины Азербайджана (Azerbajdjan, prov. Gandzha, distr. Kazach, inter Krasny most et fl. Kura, 28 VI 1928, A. Kolakovsky), однако оказалось, что отмеченный образец относится к *Sisymbrium irio* L.

В последнее время нередко наблюдаются случаи нахождения на Апшероне еще некоторых видов растений, например *Erigeron bonariensis* L., *Cakile euxina* Pobed. (Аскерова, 1986; Мамедов, 1987), ранее известных лишь для Западного Закавказья, что указывает на существование здесь определенного миграционного пути флористического заселения Азербайджана. В частности, через Предкавказье и Дагестан, очевидно, к нам проник *C. euxina*, известный с Черноморского побережья Кавказа. В Дагестане он впервые был обнаружен в 1973 г. (Львов, 1975), а в Азербайджане — на приморских песках Апшеронского п-ова в 1985 г. (Мамедов, 1987). В этой связи можно было прогнозировать появление *D. muralis* в Азербайджане первоначально в его северо-восточных районах. Такой прогноз подтвердился нахождением этого вида в Прикаспии у ж.-д. ст. Килязи. Вероятно, растение было занесено железнодорожным транспортом.

Азербайджан, близ ж.-д. ст. Килязи, 29 IX 1985, Н. Мамедов (ВАК).

Cheiranthus cheri L. Многолетний вид, его родина Европа. Впервые собран в естественных условиях Апшерона как одичавшая форма культивируемого в садах Баку растения.

Апшерон, г. Баку, Маслиновая роща (пос. Зых), близ цветника, 22 IV 1986, Н. Мамедов (ВАК).

Как и *L. maritima*, он относится к группе адвентиков-эргазиофитов.

Наши исследования подтверждают мнение о том, что адвентивная флора является одной из самых динамичных и ее изучение требует постоянного внимания.

ЛИТЕРАТУРА

Аскерова Р. К. Новинки флоры Апшерона. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 10, с. 1412—1413. — *Гроссгейм А. А.* Определитель растений Кавказа. М.: Сов. наука, 1949. 747 с. — *Львов П. Л.* Новые для флоры Дагестана растения. — Нов. сист. высш. раст., 1975, т. 12, с. 262—263. — *Мамедов Н. А.* Материалы по адвентивной флоре Апшерона. — В кн.: Проблемы современной биологии. Тр. XVIII науч. конф. мол. ученых биол. фак. МГУ. Ч. 3. М.: Изд-во МГУ, с. 135—139. — *Флора* Азербайджана. Т. 4. Баку: Изд-во АН АзССР, 1953. 401 с. — *Флора* Армении. Т. 5. Ереван: Изд-во АрмССР, 1966. 382 с. — *Флора* Грузии. Т. 5. 2-е изд. Тбилиси: Мецниереба, 1979. 372 с.

Институт ботаники АН АзССР,
Баку.

Получено 30 VII 1987.

УДК 581.9 (470.53)

Бот. журн., т. 73, № 8

С. А. Овеснов, Н. В. Москвина

ANEMONE DICHOTOMA (*RANUNCULACEAE*) В ПЕРМСКОМ ПРЕДУРАЛЬЕ

S. A. OVESNOV, N. V. MOSKVINA. *ANEMONE DICHOTOMA* (*RANUNCULACEAE*) IN THE URALS FOOTHILLS OF THE PERM REGION

Приведены данные о находке *Anemone dichotoma* в европейской части СССР.

Летом 1986 г. при проведении детальных исследований флоры северной части Коми-Пермяцкого автономного округа мы нашли в долине р. Косы популяцию *Anemone dichotoma* L. Неподалеку от с. Коса, в окр. пос. Кордон, на гриве правобережья р. Косы около дороги на д. Селище находится лесной массив. Древостой его образован *Picea obovata* Ledeb. и *Pinus sylvestris* L. с примесью *Betula pendula* Roth и *Populus tremula* L. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Vaccinium vitis-idaea* L., *Lycopodium annotinum* L., *Veronica officinalis lis* L., *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Orthilia secunda* (L.) House. Развит напочвенный покров из зеленых мхов. Почвы суглинистые. В этом массиве обнаружено 2 местообитания *Anemone dichotoma* — на опушке среди *Rosa majalis* Herrm. и на небольшой лесной прогалине среди *Geranium sylvaticum* L., *Melica nutans* L., *Fragaria vesca* L., *Melampyrum sylvaticum* L. Всего мы нашли 32 особи этого растения, из них 8 с плодами, 13 цвело, 18 вегетировало. Данная популяция, по нашему мнению, является реликтовой.

Согласно «Флоре СССР» (Юзепчук, 1937), этот в целом сибирско-монгольско-дальневосточный вид заходит и в европейскую часть СССР в пределах Заволжского и Волжско-Камского районов. Однако ни в более ранней (Крылов, 1881, 1931; Korshinsky, 1898; Сюзев, 1912; Флора Юго-Востока. . ., 1930; Говорухин, 1937), ни в более поздней флористической литературе (Пономарев, 1951; Игошина, 1966; Определитель растений Башкирской АССР, 1966; Ефимова, 1972; Определитель растений Кировской области, 1975; Овеснов, Шилова, 1975; Определитель растений Татарской АССР, 1979; Шилова, 1981; Белковская, 1982) для указанных территорий этот вид не приводится. *Anemone dichotoma* с территории европейской части не обнаружена нами и в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE). Самое западное достоверное местонахождение этой ветреницы — гора Павдинский Камень (Крылов, 1931). Оно находится в Свердловской обл. на восточном макросклоне Уральского хребта.

Новое местонахождение расположено приблизительно на 230 км западнее ранее известных и является единственным достоверным с территории европейской части СССР.

ЛИТЕРАТУРА

Белковская Т. П. Флористические находки в Колво-Вишерском крае. — Биол. науки, 1982, № 10, с. 73—75. — *Говорухин В. С.* Флора Урала: Определитель растений, обитающих на горах Урала и в его предгорьях от берегов Карского моря до южных пределов лесной зоны. Свердловск: Обл. изд-во, 1937. 536 с. — *Ефимова Т. П.* Определитель растений Удмуртии. Ижевск: Удмуртия, 1972. 224 с. — *Игошина К. Н.* Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала. — В кн.: Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л.: Наука, 1966, с. 135—223. — *Крылов П. Н.* Материал к флоре Пермской губернии. — Тр. Об-ва естествоиспытателей. Казан. ун-т, 1881, т. 9, вып. 6, с. 3—323. — *Крылов П. Н.* Флора Западной Сибири. Вып. 5. Томск, 1931, с. 981—1228. — *Овеснов А. М.*, *Шилова С. И.* О некоторых новых адвентивных и редких видах центральных районов Пермской области. — В кн.: Экология опыления. Вып. 1. Пермь: Перм. ун-т, 1975, с. 135—137. — *Определитель* растений Башкирской АССР. М.; Л.: Наука, 1966. 496 с. — *Определитель* растений Кировской области. Ч. 2. Киров, 1975. 304 с. — *Определитель* растений Татарской АССР. Казань: Изд-во КГУ, 1979. 372 с. — *Пономарев А. Н.* К флоре Среднего Урала. — Изв. Естеств.-науч. ин-та, 1951, т. 13, вып. 2—3, с. 241—248. — *Сюзев П. В.* Конспект флоры Урала в пределах Пермской губернии. М., 1912. 206 с. — *Флора Юго-Востока* европейской части СССР. Вып. 4. — Тр. ГБС, 1930, т. 43, вып. 1. 360 с. — *Шилова С. И.* К флоре Пермской области. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 9, с. 1332—1336. — *Юзепчук С. В.* Род Ветреница — *Anemone* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 7. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937, с. 236—282. — *Korshinsky S.* Tentamen Florae orientalis id est provinciarum Kasan, Wiatka, Perm, Ufa, Orenburg, Samara partis borealis atque Simbirsk. — Зап. Акад. наук. Физ.-мат. отд., 1898, т. 7, № 1. XIX, 566 с.

Пермский государственный университет.

Получено 12 IV 1987.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7 : 582.4/.9 : 582.572.4

Л. И. Свешникова, Е. А. Земскова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ[1] СЕМЕЙСТВА *AMARYLLIDACEAE*

L. I. SVESHNIKOVA, E. A. ZEMSKOVA. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME MEMBERS OF THE *AMARYLLIDACEAE* FAMILY

Crinum abyssinicum Hochst., 2n=22. Абиссиния. кол. № 1/34.

C. americanum L., 2n=22. Флорида, Техас, кол. № 1/35.

C. asiaticum L. var. *japonicum* Baker, 2n=22. Япония, кол. № 1/6.

C. bulbispermum (Burm.) M. R. et Schw., 2n=22. Африка, Капская обл. кол. № 5/11.

C. commelynii Jacq., 2n=22. Гвиана, бассейн р. Амазонки, кол. № 1/31.

C. douglasii Bailey, 2n=22. Восточная Австралия, о. Бонгу, кол. № 1/36.

C. erubescens Ait., 2n=22. Тропическая Америка, кол. № 1/9.

C. firmifolium Baker var. *hygrophylum* H. Perr., 2n=22. Мадагаскар, кол. № 1/44.

C. flaccidum Herb., 2n=44. Южная Австралия, тропическая Азия, кол. № 1/38.

C. gigantheum Andr., 2n=22. Западная тропическая Африка, кол. № 1/10.

C. imbricatum Baker, 2n=22. Абиссиния, кол. № 1/42.

C. longifolium Thunb., 2n=22. Острова Ямайка, Антигуа, кол. № 5/9.

C. pestilentis Bailey, 2n=22. Австралия, Квинсленд, кол. № 1/33.

Clivia cyrtantiflora Wittm., 2n=22. Южная Африка, Капская обл., Натал, кол. № 3/3.

C. miniata Regel, 2n=22. Южная Африка, Натал, кол. № 1/3.

C. nobilis Lindl., 2n=22. Южная Африка. Капская обл., кол. № 2/3.

Cooperia drummondii Herb., 2n=48. Северная Америка, Техас, кол. № 1/4.

C. pedunculata Herb., 2n=48. Северная Америка, Техас, кол. № 2/4.

C. smallii (Alex.) Traub, 2n≈72. Тропическая и субтропическая Америка, кол. № 4/3.

Habranthus andersonii Herb. ex Lindl., 2n=24. Уругвай, Аргентина, Бразилия, кол. № 26/3.

H. robustus Herb., 2n=12. Аргентина, провинция Мисьонес, кол. № 9/2.

H. texana Herb., 2n=48. Тропическая и субтропическая Америка, кол. № 9/3.

Haemanthus albiflorus Jacq., 2n=16. Западная тропическая Африка, кол. № 10/1.

H. coccineus L., 2n=16. Южная Африка, Капская область, кол. № 10/3.

Hippeastrum aulicum (Gawl.) Herb., 2n=44. Бразилия, Парагвай, кол. № 11/2.

---

[1] Материал взят из коллекции оранжерей Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград).

H. evansiae Traub et I. S., 2n=22. Тропическая и субтропическая Америка, кол. № 11/6.

H. reticulatum L. var. *strictum* Herb., 2n=22. Тропическая и субтропическая Америка, Южная Бразилия, кол. № 11/7.

H. vittatum (L'Herit.) Herb., 2n=44. Бразилия, Перу, кол. № 11/18.

Lycoris aurea Herb., 2n=12. Гималаи, Япония.

Argyropsis candida (Herb.) Roem. (=*Zephyranthes candida* (L.) Herb.), 2n=38. Тропическая и субтропическая Америка, Аргентина, кол. № 26/4.

Zephyranthes grandiflora Lind. (=*Z. carinata* (Spreng.) Herb.), 2n=48. Вест-Индия, Ямайка, Куба, Гватемала, кол. № 26/14.

Z. macrosiphon Baker, 2n=48. Тропическая и субтропическая Америка, Мексика.

Z. pulchella J. D. Smith., 2n=48. Тропическая и субтропическая Америка, Техас.

Z. rozea Lindl., 2n=48. Тропическая и субтропическая Америка, Гватемала, кол. № 26/14.

Z. treatiae S. Wats., 2n=12. Тропическая и субтропическая Америка от Флориды до Джорджии, кол. № 26/18.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 I 1988.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57) : 581.9

ПАМЯТИ ГЕНРИЕТТЫ ИСААКОВНЫ ДОХМАН (1897—1987)

L. M. NOSOVA. IN THE MEMORY OF GENRIETTA ISAAKOVNA DOKHMAN (1897—1987)

26 января 1987 г. ушла из жизни Г. И. Дохман — крупный ученый-биолог, один из ведущих теоретиков-геоботаников.

Г. И. родилась 9 марта (ст. ст.) 1897 г. в Кременчуге, там же получила среднее образование. Интерес Г. И. к фитоценологии возник под влиянием известных геоботаников Флао и Павьяра, лекции которых она слушала в университете в г. Монпелье (Франция). Большое влияние на нее также оказало участие в экскурсиях под руководством Браун-Бланке. Продолжение освоения специальности проходило сначала в Харьковском (1914—1917 гг.), а затем в Московском (1923—1925 гг.) университетах. В 1926—1930 гг. Г. И. преподавала ботанику в Академии коммунистического воспитания имени Н. К. Крупской, в 1930—1931 гг. — геоботанику в Институте агропочвоведения, в 1931—1932 гг. — в Наркомземе в Отделе организации территории и с 1932 г. — в МГУ.

Прохождение курса аспирантуры под руководством профессора МГУ В. В. Алехина и постоянное научное общение с ним окончательно определили выбор Г. И. научного пути и становление ее как ученого-геоботаника. В 1937 г. она получила степень кандидата биологических наук и в 1938 г. стала доцентом кафедры геоботаники биологического факультета МГУ. В 1946 г. после защиты докторской диссертации Г. И. — профессор этой кафедры. Здесь она проводила большую научную и педагогическую работу — вела геоботанический раздел Большого ботанического практикума, читала курсы по геоботанике и исторической географии, руководила студенческим геоботаническим кружком и многочисленными курсовыми и дипломными работами студентов кафедры.

Г. И. с 1936 г. — член Всесоюзного ботанического общества, а с 1937 г. — член Московского общества испытателей природы.

Географический диапазон маршрутных и стационарных исследований Г. И. необычайно велик: Старобельские, Сальские и Оренбургские степи, степи в бывшем Ишимском, Харьковском, Троицком, Челябинском округах, Северного Кавказа, Кустанайской обл., пустыни Туркмении и другие местности — всего 15 различных районов страны. Итогом этих исследований явились многочисленные статьи по различным вопросам фитоценологии, среди которых и в настоящее время большой интерес представляют работы по диагностическим признакам фитоценозов, их классификации, синузиям, внутри- и межвидовым отношениям в растительных сообществах. Большим событием в геоботанике был выход в свет в 1954 г. монографии Г. И. «Растительность Мугоджар», ставшей для многих геоботаников настольной книгой, особенно по вопросам классификации степной растительности. Она имеет большой теоретический, методический, географический и фитоценологический интерес. По словам академика В. Н. Сукачева, «в этом труде впервые последовательно и глубоко проведен принцип анализа растительного покрова с рассмотрением его как элемента географического ландшафта». Большим достоинством монографии явился также сравнительный анализ флоры и растительности Мугоджар с сопредельными районами, что позволило определить направление динамики растительного покрова и генезис флоры и растительности этого горного массива.

После выхода на пенсию в 1954 г. натурные исследования Г. И. проходили в Центральночерноземном заповеднике в Курской обл. Сюда на протяжении более 20 лет она ежегодно приезжала на все лето. Здесь, в природной лаборатории, Г. И. проводила стационарные исследования и тонкие экспериментальные работы, продолжала воспитывать новые кадры геоботаников МГУ и заповедника. Объектами ее исследований были косимые и некосимые степи, дубовые леса, их опушки, все разнообразие типов, распространенных на обширных территориях заповедника. Одновременно в питомнике заповедника велись опыты по воссозданию многокомпонентных самовозобновляющихся травосмесей злаков и бобовых с использованием лишь видов природных сообществ луговой степи.

Итоги многолетних стационарных исследований Г. И. получили отражение в многочисленных статьях, опубликованных в «Трудах Центральночерноземного заповедника» и различных журналах, а также в фундаментальных работах: «Лесостепь европейской части СССР» (1968) и «Экспериментально-фитоценологические основы исследования злаковобобовых сообитаний» (1979). В первой книге были рассмотрены особенности флористического состава и экологической специфики видового состава, структуры растительных сообществ луговой степи и дубрав. Привлечение данных многолетних стационарных исследований позволили Г. И. дать биогеоценологическую трактовку северной степи и на основе совокупности различных признаков подойти к ее классификации. Особый раздел посвящен динамике степной растительности в доагрикультурный период и важнейшим этапам ее сукцессионного развития. В результате аналитического изучения комплекса признаков луговой степи и дубрав были обоснованы самобытность лесостепи, становление ее как определенной системы, обусловленной природными факторами. Ценность этой книги состоит в ее большом теоретическом и практическом народнохозяйственном значении. С позиций глубокого знания ботанико-географических, биоморфологических и экологических особенностей степных растений и с учетом теоретических положений классической фитоценологии о внутренних закономерностях сообитания растений было дано обоснование, подтвержденное многолетними опытами, создания устойчивых самовозобновляющихся злаково-бобовых сообществ.

Г. И. принадлежит большая заслуга и в деле освещения истории русской фитоценологии, процесса ее формирования и становления как науки. Эта специальная, углубленная и доказательная исследовательская разработка получила отражение в фундаментальной монографии «История геоботаники в России» (1973). В ней было документально прослежено формирование теоретических понятий фитоценоза, растительной формации и ассоциации, структуры фитоценозов и факторов ее формирования, различий естественного фитоценоза и искусственного (агроценоза), классификации растительности и др.

Г. И. прожила долгую жизнь, которую она полностью посвятила науке. Ее вклад в отечественную и мировую фитоценологию и особенно в разработку проблем степеведения бесспорно велик. Но, к сожалению, не все задуманное ею оказалось завершенным. Не были закончены книга по фитоценологии и другая, которую она хотела посвятить своему учителю профессору Алехину, роли его идей в развитии отечественной фитоценологии. Г. И. была удивительно скромной, доброжелательной, всегда готовой помочь людям и одновременно высокопринципиальной и непримиримой в деле защиты научных идей.

Л. М. Носова.

Институт эволюционной морфологии
и экологии животных,
Москва.

Получено 19 V 1987.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 633.2.03 (574)

О. М. Демина, С. А. Арыстангалиев. Луговая растительность Казахстана. — Алма-Ата: Наука, 1986. 270 с. Т. 1000. Ц. 3 р. 20 к.

V. B. GOLUB. *O. M. DYOMINA, S. A. ARYSTANGALIYEV.*
MEADOW VEGETATION OF KAZAKHSTAN. 1986

Книга состоит из двух основных частей: «Луговая растительность равнинного Казахстана» (с. 9—233), написанной О. М. Деминой, и «Горные луга» (с. 234—261), принадлежащей перу С. А. Арыстангалиева. В связи с тем что вторая часть занимает всего лишь одну десятую общего объема книги, рецензент счел достаточным остановиться на рассмотрении только первой части.

В начале раздела «Общая характеристика луговой растительности» (с. 9—29) подчеркивается, что луга равнинной части Казахстана встречаются в основном на внеплакорных местообитаниях — в долинах рек, на террасах озер, днищах лиманов. В подразделе «Флора лугов» (с. 9—12) указывается, что на лугах Казахстана отмечено 997 видов сосудистых растений, относящихся к 73 семействам и 324 родам. Наиболее представительны семейства *Compositae*, *Gramineae*, *Cyperaceae*. Специальный подраздел «Доминанты луговых фитоценозов и их классификация» (с. 12—20) посвящен характеристике преобладающих на лугах видов. На равнинных лугах в качестве доминантов было отмечено 287 видов. Приводится классификация доминантов по их «биологическим особенностям» и экологии. Под «биологическими особенностями» подразумеваются жизненные формы растений, встречающихся на лугах: одно- и многолетние травы, полутравы, полукустарники, полукустарнички, кустарнички, деревья. Экологические группы выделяли интуитивно по отношению доминантов к фактору увлажнения и засоления почвы (гидрофиты, гигрофиты, мезофиты, ксерофиты, галофиты, промежуточные подгруппы).

По строению корневых систем среди 181 травянистых доминантов было выделено 15 морфологических групп (корневищные, длинно-, средне-, короткокорневищные и т. д.).

В подразделе «Классификация луговой растительности» (с. 21—29) Демина излагает принципы систематизации растительности, в основу которых она положила подход А. П. Шенникова. Установлено 5 классов формаций лугов по принадлежности эдификаторов к той или иной экологической группе или подгруппе: болотистые, настоящие, остепненные, остепненно-опустыненные и опустыненные (галофильные).

Группы формаций, как пишет автор, «различаются по физиономическим (морфологическим) признакам эдификаторов» (с. 22), которые, по ее мнению, отражают экологические и биологические особенности фитоценозов. Но ознакомившись со списком групп формаций, можно убедиться, что в действительности эти единицы выделялись в основном не по общности видов-эдификаторов, а по общности преобладающих в травостое хозяйственно-ботанических групп, которые внутри класса формации дают крайне небольшую возможность дифференцировать луга по экологии. Так, в классе формации «остепненные луга» представлены злаковая, осоковая, разнотравная, бобовая группы формаций, в классе формации «настоящие луга» — злаковая, осоковая, ситниковая, болотницевая, разнотравная группы формаций. Формации, как указывается в книге, объединяют классы ассоциаций с одними и теми же доминантами (эдификаторами). Соответственно этому, например, существуют формации тростника обыкновенного, пырея ползучего, мятлика узколистного и др. Но одновременно с формациями, выделенными по одному доминирующему виду, приводятся такие, как злаково-разнотравная, разнотравно-злаковая, галофитноразнотравная с участием злаков. После их названия в скобках дается список из 8—9 обильных видов. Нижестоящие синтаксономические единицы — классы ассоциаций — отличаются по принадлежности субэдификаторов (содоминантов) к той или иной экобиоморфе. В качестве примера нескольких классов ассоциаций в формации пырея ползучего могут служить следующие синтаксоны: травянистые, гигрофильные, однолетнесолянковые, полукустарничковые и древесно-кустарничковые пырейные луга. Группы ассоциаций выделяются по морфологическим и систематическим признакам субэдификаторов. Класс ассоциаций гигрофильных пырейных лугов включает крупнозлаковые, осоковые, клубнекамышовые, болотницевые и разнотравные группы ассоциаций. Следующей синтаксономической единицей является экологическое звено (это новый синтаксон, отсутствовавший в системе Шенникова), которое объединяет «ассоциации по принадлежности основного субэдификатора к одной и той же экологической подгруппе» (с. 24). И наконец, в ассоциации объединяются сообщества с одинаковыми доминантами.

Далее в книге следуют разделы, характеризующие классы формации: «Болотистые луга» (с. 29—74), «Настоящие луга» (с. 74—148), «Остепненные луга» (с. 148—167), «Остепненно-опустыненные луга» (с. 167—194), «Опустыненные (галофильные) луга» (с. 194—208). Внутри классов формаций было выделено 19 групп формаций и 68 формаций. В книге рассматривается 54 формации. Они объединяют 679 ассоциаций, названия которых упоминаются в монографии. Но по содержанию текста видно, что выявлены еще не все комбинации доминантов и существует много других, пока еще не изученных ассоциаций равнинных лугов.

Основной характеризуемой в книге единицей растительности является формация. Описываются формации по следующему плану: 1) распространение и экологические условия, 2) структура травостоя, 3) флористический состав, 4) доминанты формации, 5) эдификатор, 6) систематическое подразделение формации, 7) характеристика ассоциаций, 8) кормовое значение.

Итак, мы видим, что имеем дело с очень последовательным вариантом использования доминантных принципов классификации травянистой растительности. Критика таких подходов в классификации лугов не нова, и повторять ее, казалось бы, уже излишне. Однако рассматриваемая монография дает образцы классификационных построений со столь ярко выраженными недостатками доминантного метода классификации, что на некоторые из них стоит еще раз обратить внимание. Для этого достаточно рассмотреть первую из характеризуемых в книге формаций — тростника обыкновенного; 91 ассоциацию этой формации объединяет лишь присутствие в повышенном обилии в составе растительных сообществ *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. Вид этот известен своей широкой экологической амплитудой и большим полиморфизмом во внешнем облике. В результате в одну формацию были включены монодоминантные гигрофитные высокорослые тростниковые заросли (тростниковая ассоциация), мезофитные сообщества (пырейно-тростниковая ассоциация), галофитные фитоценозы, где вместе с тростником произрастают одно- и многолетние солончаковые растения (солеросово-тростниковая, петросимониево-тростниковая, поташниково-тростниковая ассоциации), ксерофитные сообщества (солодково-тростниковая и однопестичнополынно-тростниковая ассоциации). В эту формацию включены еще и фитоценозы, где наряду с тростником в число доминантов входят кустарники и деревья, причем древесные растения далекой друг от друга экологии (*Salix triandra* L., *Elaeagnus oxycarpa* Schlecht., *Populus alba* L., *Tamarix ramosissima* Ledeb., *Halimodendron halodendron* (Pall.) Voss). Как видно по спутникам тростника, его формация охватывает чуть ли не весь диапазон увлажнения и засоления почвы, который имеет место в долинах южных рек нашей страны. Какова же может быть чисто научная и практическая ценность такой синтаксономической единицы, как тростниковая формация?

Среди ассоциаций, приводимых в книге, можно встретить такие, которые отличаются лишь порядком перечисления доминирующих видов. Так, среди 108 ассоциаций формации пырея ползучего, относящейся к классу формаций настоящих лугов, есть житняково-лисохвостно-пырейная, лисохвостно-житняково-пырейная ассоциации (злаковая группа ассоциаций), ситниково-ажреково-пырейная (мелкозлаковая группа ассоциаций), ажреково-ситниково-пырейная (осоковая группа ассоциаций). Кроме названных, в этой же формации есть еще ассоциации: лисохвостно-пырейная, житняково-пырейная (злаковая группа ассоциаций), ажреково-пырейная (мелкозлаковая группа ассоциаций), ситниково-пырейная (осоковая группа ассоциаций). При характеристике пырейной формации Демина пишет, что обилие пырея в этой формации сильно флуктуирует по годам, вплоть до того, что его живых надземных побегов совсем может не быть в травостое. И если действительно пырей в отдельные годы выпадает из числа доминантов (рецензент по своему опыту знает, что это явление нередкое), а другие виды, давшие название синтаксону, в этом ранге сохранятся, то названные выше ассоциации станут совсем иными. Более того, они «уйдут» не только в другие формации, но некоторые из них окажутся в других группах и классах формаций. Так, лисохвостно-житняковая и житняковая ассоциации перейдут в класс формаций остепненно-опустыненных лугов, а ажрековая и ситниково-ажрековая займут место в классе формаций опустыненных лугов.

Очевидно, что классификация, разработанная Деминой, очень неустойчива и неэкологична. Она не пригодна для использования при создании типологии лугов или составления мероприятий по их рациональной эксплуатации. При выделении ассоциаций и синтаксонов более высокого ранга автору не следовало ограничиваться использованием только доминирующих видов. Необходимо было привлечь и малообильные виды, а из них прежде всего — виды-стенотопы. В этом случае и не требовалось устанавливать новую синтаксономическую единицу — «экологическое звено», — к которой автор был вынужден прибегнуть, чтобы хотя в небольшой степени усилить экологичность своей классификационной системы.

Можно сделать и некоторые более частные замечания, касающиеся классификации лугов равнинной части Казахстана. Чрезвычайно некорректным выглядит тот факт, что для характеристики биологических, экологических и хозяйственных особенностей ассоциаций и формаций, установленных на территории Казахстана, Демина смело привлекает данные из других регионов, далеких по своим природным условиям. Так, для характеристики бекманиевых (с. 125), полевицевых (с. 127—128), лисохвостных (с. 129), мятликовых (с. 131) лугов используются сведения из Прибалтики (!).

В число луговых ассоциаций Демина нередко включает сообщества, в которых, кроме травянистых растений, доминируют деревья и кустарники (ассоциации ивово-тростниковая, тополево-тростниковая, лохово-пырейная, тамариксово-шенгилово-вейниковая, ивово-канареечниковая, тамариксово-ажрековая и др.). Разумеется, на лугах могут быть отдельно стоящие деревья и кустарники. Но если они являются доминантами (хотя, может быть, имеют несколько меньшее общее проективное покрытие, чем травы), то традиционно как в СССР, так и за рубежом эти фитоценозы относят к лесным и кустарниковым сообществам. Приоритет, отдаваемый древесным растениям как маркерам сообществ и устойчивых, коренных свойств местообитаний, связан с тем, что их представленность в сообществе подвержена меньшей сезонной и разногодичной динамике и они, как правило, более ярки в физиономическом отношении.

Будь в книге таблицы с полными геоботаническими описаниями, материал, собранный Деминой, можно было бы переобработать другим фитоценологам. Но в монографии нет ни одного конкретного описания, как нет даже сводных списков флористического состава ассоциаций. Ссылка на ограниченный издательством объем книги не служила бы оправданием. Он достаточно велик, и им можно было распорядиться лучшим образом.

Два последних раздела первой части книги занимают значительно меньший объем. В разделе «Географический обзор лугов» (с. 208—226) рассматриваются общие географические особенности равнинных лугов Казахстана. Территория республики была разбита на 4 района: северный, западный, центральный и восточный, южный. Для каждого из названных районов перечисляются выделенные на доминантной основе синтаксоны, занимающие большую площадь. Такую характеристику было более целесообразно дать в табличной форме, указав для каждого района основные комплексы луговых ассоциаций, а еще лучше — их процентное соотношение. В этом же подразделе приведены некоторые данные о динамике лугов под влиянием антропогенных воздействий. Поскольку антропогенные дигрессионные смены растительности — актуальный и довольно больной вопрос как с природоохранительной, так и с хозяйственной позиций, его следовало рассмотреть в специальной главе.

Раздел «Пути сохранения, улучшения и правильного использования лугов» (с. 227—233) почти целиком компилятивный. Исключение представляют данные исследований автора по разработке системы рационального использования тростниковых зарослей в низовьях р. Чу.

Заканчивается книга библиографическим списком, где указывается 181 литературный источник.

В заключение следует отметить, что замечания, сделанные по классификационной части книги Деминой, можно в разной степени отнести и к части монографии, написанной Арыстангалиевым, и к другим работам казахских геоботаников 80-х годов. Остается пожелать большому отряду геоботаников Казахской ССР перейти на более совершенные методы классификации растительного покрова.

В. Б. Голуб.

Астраханский государственный
педагогический институт.

Получено 7 IV 1987.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9

Бот. журн., т. 73, № 8

J. Kornaś, A. Medwecka-Kornaś. Geografia roślin. — Warszawa: Państwowe wydawnictwo naukowe, 1986. 527 s. Bibl. 515. (**Я. Корнась, А. Медвецкая-Корнась. География растений.** 1986)

S. M. STOYKO. *Ya. KORNAS, A. MEDVETSKAYA-KORNAS.*
PLANT GEOGRAPHY. 1986

Последние 20 лет характеризуются значительными достижениями в области ботанической географии во всем мире. Они отражают новые теоретические положения, касающиеся интегральной экологической оценки естественных факторов, обусловливающих процесс и закономерности формирования растительного покрова Земли и его динамических тенденций под влиянием антропогенного воздействия. Поэтому актуально издание ботанико-географических работ, обобщающих эти достижения. Именно таким является рецензируемый учебник, авторы которого преподаватели Ягеллонского университета в Кракове — академик Польской АН профессор Я. Корнась и профессор А. Медвецкая-Корнась. Он написан на основании многолетних ботанико-географических исследований, проведенных в Польше и ряде других европейских стран, а также в Северной и Южной Америке, Азии, Африке. В учебнике нашли отражение ботанико-географические концепции польских (Szafer, Pawlowski) и многих зарубежных, в том числе советских, фито- и биогеографов и экологов (Billings, Stebbins, Dansereau, Odum, Walter, Gaussen, A. Löve, D. Löve, Алехин, Тахтаджян, Шенников, Толмачев, Работнов, Лавренко, Воронов, Дроздов и др.).

Во вступительной главе (20 с.) рассматриваются география растений (фитогеография) как научная дисциплина, ее задачи, подразделение и связь с другими научными отраслями, а также основные фитогеографические понятия.

Приведены цифровые данные об основных систематических группах растений Земли (в тыс.): Procaryota ~ 3.5; Eucaryota — Phycobionta ~ 30, Mycobionta ~ 120 (в т. ч. Lichenes ~ 20); Cormobionta — Bryophyta ~ 16, Pteridophyta ~ 12, Spermatophyta ~ 250 (в т. ч. Gymnospermae ~ 0.8), Angiospermae ~ 250.0. В группе Angiospermae Dicotyledones ~ 190, Monocotyledones ~ 60. Общее количество описанных видов растений в биосфере около 450 тыс.

Фитогеография — синтетическая наука, занимающаяся исследованием закономерностей распространения флоры и растительности и изучением факторов, влияющих на их формирование в современных экологических условиях и в прошлом. В учебнике отражена ее связь с систематикой и экологией растений, фитоценологией, палеоботаникой, зоогеографией и биогеографией, а также с такими географическими дисциплинами, как климатология, география почв, гидрогеография, палеогеография и др. Данная дисциплина подразделяется на общую географию растений, в развитии которой большая заслуга принадлежит польским (Szafer, 1949, 1952, 1964) и многим зарубежным ученым (Вульф, 1935; Dansereau, 1957; Алехин, 1961; Cronquist, 1964), и региональную географию растений. По своему содержанию рецензируемая книга имеет общий ботанико-географический характер.

Авторами выделено 4 взаимосвязанных научных направления в фитогеографии: экологическое, флористическое, фитосоциологическое и историческое. Направления экологическое и фитосоциологическое близки и поэтому объединены в широко понимаемую экологическую географию растений, которой посвящена вторая глава (142 с). Задача экологической географии заключается в изучении зависимости распространения растений от комплекса факторов среды — климата, почв — и влияния других организмов, в установлении связи между внешней формой, строением растений и их средой, в раскрытии так называемых черт приспособления, на основании которых разработаны системы жизненных форм, отражающие влияние определенных внешних условий на растения.

Вторая глава включает следующие разделы: экологические свойства растений и их ареалы (экологическая конституция растений, их экспансивность, распространение потомства и ареалы; экотипы, гибриды и их значение, полиплоиды, апомиктические комплексы), влияние внешних факторов на распространение растительного и животного мира на Земле (границы жизни на Земле, по Мак-Халле (McHalle, 1972), понятие биосферы, факторы среды и их классификация); факторы климатические и их влияние на растительный мир (влияние макро- и микроклимата, плювиотермические диаграммы, типы климатов Земли — тропические, субтропические, умеренные, холодные); факторы почвенные; факторы биотические; растительные формации и биогеографические зоны Земли; биомасса и продуктивность растительности, по данным Л. Е. Родина и Н. И. Базилевич (1968) и других советских авторов.

Третья глава (47 с.) посвящена флористической географии растений (хорология), задачей которой является установление закономерностей распространения систематических единиц (таксонов) различных рангов, разработка классификации типов ареала, проведение сравнительного количественного анализа флор. В ней содержатся следующие разделы: учение об ареалах (методы определения и представления ареалов, по Г. Мейзелю (Meusel, 1965); ареалы высших таксономических единиц; атлас и типология ареалов; географические элементы); учение о флорах (понятие конкретной флоры, по А. И. Толмачеву (1931), видовое богатство флор, по Л. И. Малышеву (1975), редкие и распространенные виды, систематическая структура флор и их сравнительный анализ). По данным Р. Гуда (Good, 1974) и других авторов, приведено для отдельных стран соотношение по числу видов 10 наиболее многочисленных семейств. Для всей Земли оно следующее (в %): *Compositae* — 8.9, *Orchidaceae* — 8.9, *Leguminosae* — 4.8, *Gramineae* — 4.4, *Rubiaceae* — 4.0, *Euphorbiaceae* — 2.6, *Labiatae* — 2.0, *Scrophulariaceae* — 1.8, *Cyperaceae* — 1.8, *Melastomataceae* — 1.7. Итого 40.9 %.

Материалы главы показаны на многочисленных схематических картах, диаграммах, в таблицах.

В фитогеографии центральным разделом является историческая география растений, поскольку многие вопросы современного распространения растительности можно понять лишь на основании процессов ее развития в прошлом.

Методические и теоретические вопросы исторической географии растений рассматриваются в четвертой главе (269 с.), включающей 5 разделов. В первом изложена методика непосредственных (палеоботанических) исследований (методы пыльцевой, дендрохронологический и др.) и косвенных (ретроспективных) исследований (методы географическо-морфологический, кариологический, хемотаксономический; исследование паразитов, свидетельствующих о давнем распространении их хозяев; изучение «гибридов-призраков» (phantom hybrids), родительские формы которых исчезли, и др.).

Во втором разделе «История развития растительного покрова Земли от мелового до четвертичного периода» показаны роль в этом процессе дрейфа континентов, изменение климатических условий, возникновение и экспансия покрытосеменных растений. Дана характеристика геофлор мелового и третичного периодов для обоих полушарий. Отражена историческая роль плейстоценового оледенения в формировании растительного покрова Евразии. Результаты исследований сопровождаются многочисленными картосхемами.

Экологические особенности ископаемых растений охарактеризованы в третьем разделе. Заканчивается глава большим разделом, посвященным палеофлористике. Основное внимание в нем уделено исследованию процессов становления, расширения и сокращения ареалов. Рассматриваются формирование и «жизненный цикл» ареала, механизмы эволюции растений и очаги возникновения отдельных таксонов, гипотеза Дж. Виллиса (Willis, 1922) о связи между величиной ареала и временем его становления (age and area hypothesis), биогеографические барьеры и коридоры миграции, современная миграция растений. Интересный материал приведен о темпах заселения подвергшихся вулканическому воздействию в 1883 г. островов группы Кракатау, а также новообразовавшегося в 1963 г. вблизи Исландии о. Суртсэй (Surtsey). Рассмотрена миграционная теория Р. Гуда (Good, 1974), миграционные и исторические элементы. В связи с сокращением ареала должное внимание уделено реликтам — климатическим, топографическим, эдафическим, биотическим, мигрирующим — и их возрасту, а также фитоисторическому значению рефугиумов.

В четвертом разделе рассмотрены процессы формирования дизъюнктивных ареалов (дизъюнкция аркто-альпийская, межконтинентальная, голантарктическая, биполярная, дизъюнкции пантропические, грунтовые региональные и локальные). Трансатлантическая и примеридиональная дизъюнкции покрытосеменных растений показаны на фоне филогенетической системы А. Л. Тахтаджяна (1973).

Для изучения происхождения и возраста флоры важное значение имеет интерпретация эндемизма. Неравномерное размещение эндемиков на Земле отображает различный ход эволюционных процессов. Количество эндемиков во флоре зависит от степени изоляции территории и дифференциации условий среды, что проявляется особенно четко на островных и в горных районах, окруженных равнинными ландшафтами. Так, например, на континентальных островах в Новой Зеландии эндемичных родов 39 (9.9 %), эндемичных видов 1618 (81.1), в Японии соответственно 17 (1.5) и 1371 (34.1), на Британских островах — 0 (0) и 17 (1.2), на Гавайских островах 31 (12.3) и 1751 (92.3). В горной флоре Альп эндемичных видов 331 (31 %), Средних Апеннин 30 (13), Пиреней 103 (14), Карпат около 110 (~12).

Рассматривается дискуссионная теория островной биогеографии Р. Г. Мак-Артура и Е. О. Вилсона (MacArthur, Willson, 1967), заключающаяся в том, что территориально меньшие и более отдаленные острова достигают состояния динамического равновесия при меньшем количестве видов во флоре.

Начиная с агрикультурного периода, существенное влияние на флору и растительность оказывает антропогенный фактор, значению которого посвящен раздел «Роль человека в истории растительного покрова». В нем рассмотрены процессы синантропизации растительного покрова Земли и методы их исследования, составные элементы процессов синантропизации, антропогенные изменения флор и растительных сообществ, роль человека в эволюции диких и происхождении культурных растений. Приведены факты о том, что в настоящее время леса́ в мире уничтожены больше, чем на половине первоначально занимаемой ими площади. В особой опасности находятся тропические леса, площадь которых сократилась в Бирме, Индии и на Цейлоне на 63.0 %, в Африке — на 51.9, Юго-Восточной Азии — на 38.1, Южной и Центральной Америке — на 38.1.

Всю Землю охватил сейчас процесс экстерминации растений. В Англии исчезло 1.3 % видов аборигенной флоры сосудистых растений, ФРГ — 2.4, Бельгии — 4.8, Белоруссии — 5, США — 0.4, на Гавайских островах — 12.3. В Европе в среднем исчезает по одному виду растений за 2 года.

Под угрозой исчезновения находится сейчас в Польше 10 % флоры сосудистых растений, ФРГ — до 40, Голландии — до 50, США — 4.2, на Гавайских островах — 29.4. На Земле около 25 тыс. видов находятся в угрожаемом состоянии и нуждаются в охране.

Авторы рассматривают также вопросы распространения синантропных растений (апофиты, археофиты, кенофиты), механизмы их миграции; дан географический анализ синантропной флоры. По материалам Н. И. Вавилова изложены происхождение и история культурных растений.

Заключительная глава посвящена подразделению Земли на фитогеографические регионы (16 с.). Рассмотрены принципы деления и краткая характеристика известных в литературе растительных царств.

Авторы «Географии растений» творчески использовали новые достижения в области данной науки, выдержавшие оценку временем. По своему содержанию книга значительно превосходит свое назначение, поэтому с ней с интересом ознакомятся и советские ученые, работающие в области фитогеографии, которая в наше время успешно развивается. Было бы полезно перевести книгу на русский язык.

С. М. Стойко.

Львовское отделение
Института ботаники АН УССР.

Получено 12 VI 1987.

Rudolf Mansfelds Verzeichnis landwirtschaflicher und gärtnerischer Kulturpflanzen (ohne Zierpflanzen). Zweite, neubearbeitete und wesentlich erweiterte Auflage / Herausgegeben von Jürgen Schultze-Motel. Mit 241 Abbildungen. Autoren: E. H. Benedix, R. Fritsch, I. Grebenščikov, K. Hammer, P. Hanelt, J. Kruse, H. I. Maaß, H. Ohle, K. Pistrick, A. Rieth, J. Schultze-Motel und C. Tittel. Zeichnungen: Ruth Kilian und Wolfgang Kilian. Bd 1—4. 1986. 1998 S. Berlin: Akademie. (**Рудольфа Мансфельда Перечень культивируемых сельскохозяйственных и садовых растений, исключая декоративные.** Второе, заново переработанное и существенно расширенное издание / Под ред. Ю. Шульце-Мотеля)

M. E. KIRPICZNIKOV. *RUDOLF MANSFELD'S* ACCOUNT OF AGRICULTURAL AND HORTICULTURAL PLANTS (OTHER THAN ORNAMENTAL PLANTS). 1986

R. Mansfeld (1901—1960) первую половину своей научной деятельности (с 1924 до 1938 г.) занимался преимущественно систематикой тропических растений, в особенности сем. *Orchidaceae*. С 1938 г. и до конца своей жизни он едва ли не самое главное внимание стал уделять номенклатуре, в том числе одному из наиболее трудных ее разделов — номенклатуре культурных растений. Заметную роль в разъяснении основных положений номенклатуры сыграло превосходно написанное Mansfeld «Введение в Международные правила ботанической номенклатуры» (1949). Эта сравнительно небольшая по объему книга — по сути дела первый учебник по номенклатуре и притом учебник образцовый.

Наиболее важным специальным трудом Mansfeld по номенклатуре можно считать его последнюю крупную работу, а именно большую сводку по номенклатуре культивируемых растений, опубликованную под названием «Предварительный перечень культивируемых сельскохозяйственных и садовых видов растений (исключая декоративные растения)» (1959). С небольшими изменениями, которые практически не коснулись основного текста, эта сводка спустя 3 года была переиздана H. Stubbe (Mansfeld, 1962).

За четверть века, прошедшие с тех пор, было внесено много нового в номенклатуру культурных растений. Кроме того, возникла необходимость в значительном расширении списка видов по сравнению с приведенным Mansfeld. Два этих обстоятельства и вызвали необходимость создания «нового Мансфельда» — капитального труда, сохранившего удачно выработанный Mansfeld стиль, но заметно отличного по объему и оформлению. В сводке Mansfeld 1959 г. было 659 с. основного текста, содержавших сведения о 1430 видах. В новой сводке 1998 с. с данными о 4800 видах. Она снабжена 241 хорошо выполненным рисунком, которых в прежнем издании вообще не было. У Mansfeld отсутствовал список литературы, в новом издании он занимает почти 170 с. убористого текста, охватывая около 4600 названий; среди них много книг, изданных в СССР, особенно изданий ВИРа. Помимо двух указателей, которые были и у Mansfeld (перечень народных названий и индекс научных (латинских) названий), новое издание снабжено еще несколькими очень удобными указателями, а именно перечнем культивируемых растений в соответствии с их целевым назначением (пищевые, прядильные, красильные, инсектицидные и т. д.), списком новых комбинаций (небольшой, занимающий немногим более страницы), перечнем числа культивируемых растений по семействам.

Рецензируемый труд вышел в 4 одновременно опубликованных томах. Они заключены в 2 картонных футляра, по 2 тома в каждом. Каждый том снабжен суперобложкой с отличной цветной фотографией, а на створках суперобложки помещена аннотация: в 1-м томе — на немецком языке, во 2-м — на английском, в 3-м — на русском, в 4-м — на французском. Печать, бумага, переплет — все самого хорошего качества и свидетельствуют о высокой полиграфической культуре печатников ГДР.

Семейства расположены по модернизированной системе А. Энглера (A. Engler's Syllabus, 1954, 1964). Материал, включенный в четырехтомник, охватывает весь мир растений, а также *Cyanophyta* (2 вида) и *Fungi* (31); 23 вида культивируемых растений приводятся для *Phycophyta*, 11 — для *Pteridophyta* и 20 — для *Gymnospermae*. Остальные виды, которых около 4700, относятся к цветковым растениям. Среди них 2 семейства представлены в культуре более чем 500 видами, 5 семейств — более чем 100 видами и 17 семейств — более чем 50 видами. Приводим список этих семейств с указанием (в скобках) числа культивируемых видов: *Leguminosae* (658), *Gramineae* (596), *Rosaceae* (226), *Compositae* (215), *Euphorbiaceae* (136), *Labiatae* (127), *Solanaceae* (115), *Liliaceae* (88), *Palmae* (82), *Rutaceae* (78), *Agavaceae* (78), *Umbelliferae* (75), *Moraceae* (73), *Myrtaceae* (71), *Cruciferae* (67), *Cactaceae* (66), *Zingiberaceae* (64), *Dioscoreaceae* (60), *Polygonaceae* (57), *Anacardiaceae* (57), *Chenopodiaceae* (52), *Cucurbitaceae* (52), *Rubiaceae* (51) и *Malvaceae* (51).

Для родов и видов даны номенклатурные абзацы, отличающиеся тщательностью и полнотой. Кроме принимаемых названий, даны и синонимы; те и другие снабжены ссылками на первоописания. После номенклатурного абзаца, относящегося к роду, обычно указывается его тип. Для каждого вида вслед за номенклатурным абзацем приводятся следующие данные: народное название и (особенно для широко известных растений) названия на европейских языках (большей частью на немецком, английском, французском, русском), область распространения — в дикорастущем состоянии и культуре, применение (с какой целью культивируется), литературные источники.

Внутривидовые категории, как правило, ограничены рамками подвида. Лишь в немногих случаях приводятся еще соподчиненные им единицы (convarietas и varietas). Это прежде всего относится к еще с древних времен культивируемым растениям. Таковы, например, *Brassica oleracea*, *Beta vulgaris*, *Linum usitatissimum* и т. п. Как правило, номенклатура подобных видов сложна и запутана.

Как и во всяком большом коллективном труде, одними авторами таксоны принимаются в широком объеме, другими — в более узком. Так, роды *Amygdalus*, *Armeniaca*, *Persica*, *Padus*, *Laurocerasus* и другие, включавшиеся Mansfeld в род *Prunus*, в новом издании рассматриваются как самостоятельные. Другие роды оставлены в том же широком объеме, как они были у Mansfeld, и поэтому, например, род *Frangula* не выделен из рода *Rhamnus*. То же можно сказать и о видах.

Несколько слов об иллюстрациях. Небольшая часть их представлена вполне удовлетворительными фотографиями, но преобладают штриховые аналитические рисунки, выполненные с исключительным мастерством и большой точностью.

Оценивая в целом рецензируемый 4-томный труд, следует отметить, что по полноте и тщательности это пособие не имеет себе равных. Наличие богатого справочного аппарата дает возможность сравнительно легко получить всю обширную информацию, которая содержится в издании. «Новый Мансфельд» будет несомненно встречен с большим удовлетворением не только специалистами по культурным растениям, но и всеми ботаниками.

ЛИТЕРАТУРА

Engler A. Syllabus der Pflanzenfamilien. 12. Aufl. Bd 1. Allgemeiner Teil. Bakterien bis Gymnospermen / Herausgegeben von H. Melchior, E. Wedermann. Berlin, 1954. [8] 367 S. — Dasselbe. Bd 2: Angiospermen. Übersicht über die Florengebiete der Erde / Herausgegeben von H. Melchior. Berlin, 1964. [6] 666 S. — *Mansfeld R*. Technik der wissenschaftlichen Pflanzenbenennung. Einführung in die Internationalen Regeln der botanischen Nomenklatur. Berlin, 1949. 116 S. — *Mansfeld R*. Vorläufiges Verzeichnis landwirtschaftlich oder gärtnerisch kultivierter Pflanzenarten (mit Ausschluss von Zierpflanzen). Prodromus enumerationis specierum

plantarum agri- et horticulturae (plantis ornamentalibus exceptis). — Die Kulturpflanze. Beiheft 2. 1959. V, 659 S. — Dasselbe. Durchgesehener Nachdruck der ersten Auflage von Hans Stubbe. — Die Kulturpflanze. Beiheft 2. 1962. VIII. 659 S.

М. Э. Кирпичников

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 I 1988.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 : 912

Бот. журн., т. 73, № 8

Geobotanická mapa ČSSR. Slovenská socialistická republica. Textova čast a mapy / Red. J. Michalko. — Bratislava: VEDA, 1986, t. 1.163 c.; t. 2: mapy. (**Геоботаническая карта ЧССР. Словацкая Социалистическая Республика. Текстовая часть и карты** / Под ред. Я. Михалко. 1986)

T. L. ANDRIYENKO. (*A REVIEW*). GEOBOTANICAL MAP OF ČSSR. SLOVAK SOCIALIST REPUBLIC. 1986

Геоботаническая карта Словацкой Социалистической Республики (ССР), выполненная в масштабе 1 : 200 000, является органической составной частью геоботанической карты ЧССР, первая часть которой, отражающая растительный покров Чехии, вышла в 1968 г. Карта представляет восстановленную растительность ССР, состоит из текстовой части (т. 1) и 12 картографических листов (т. 2). Текстовой том включает общую и специальную части.

В общей части изложены история развития геоботанического картографирования в Словакии, концепция и методика составления карты, ее научное и практическое значение. Даны также природные условия ССР — геология, климат, почвы, исторический очерк развития растительности. Для того чтобы понять изображенные на картографических листах растительные комплексы, приведение этих сведений необходимо.

Составители карты опирались на многочисленные данные о растительности Словакии и ее связи с природными условиями. Использованы первичные материалы 43 сотрудников, работавших на территории ЧССР, которые впоследствии были генерализованы авторским коллективом (редактор — J. Michalko, соавторы J. Berta и D. Magic) в соответствии с принятой концепцией. Таким образом, рецензируемая карта является результатом многолетних исследований в природе и синтетической обработки материала.

При составлении карты восстановленного покрова в первую очередь принималась во внимание сохранившаяся в значительном количестве естественная растительность (залесенность территории составляет 39 %), особенно в горной части. В низкогорье и равнинной части изучались сохранившиеся участки лесов, болот и т. д. Учитывались данные геологических, почвенных и климатических карт, а также данные лесной типологии. Анализ данных о развитии растительного покрова ССР после ледникового периода (примерно за последние 12 тыс. лет) также способствовал реконструкции первоначальной естественной растительности.

Основная часть текстового тома — описание растительных комплексов, изображенных на карте: каждый комплекс характеризуется фитоценотически, экологически и хорологически. Хотя авторы выделяют растительные сообщества по классификационной системе школы Цюрих—Монпелье, принятой в ЧССР, они отмечают, что подразделения легенды не соответствуют полностью определенным синтаксонам данной классификации. На карте отражено 42 растительных комплекса.

Основными комплексами, представленными на карте, являются буковые (5 выделов), дубовые (6) и хвойные (7) леса. Высокогорная растительность представлена тремя выделами, что обусловлено масштабом карты. Отражены дубово-грабовые, пойменные, ольховые леса и травяные болота, а также переходные торфяники и др. Описания приведенных на карте комплексов отличаются последовательностью и полнотой, подчеркивается их специфика, приводятся флористическое ядро, экологические условия.

Том карт включает 12 карт и легенду к ним. Надо отметить хорошо продуманное составление карт, которыми очень удобно пользоваться. Например, легенда повторяется на каждой карте и становится для читателя привычной и понятной. В ней звездочками отмечены те сообщества, которые представлены на данном листе. Растительные комплексы отражены как цветом, так и определенным символом. Некоторые сообщества малой площади отмечены лишь внемасштабным знаком (например, водные, солончаковые, некоторые пионерные и редкие сообщества). Каждый лист карты, представляющий определенную часть территории ССР, снабжен небольшими картами-врезками этой же территории (в масштабе 1 : 1 млн), отражающими гипсометрическую, климатическую, почвенную и геологическую ситуацию. На гипсометрической карте показаны имеющиеся на этой части ССР охраняемые территории (большие — штриховкой, небольшие — внемасштабными знаками). Таким образом, каждый лист карты имеет исчерпывающую информацию о растительном покрове и природных условиях. Небезынтересно отметить, что на каждом листе четко отражено авторство: на небольшой схемке — распределение территории между авторами-составителями, а в подписях приведены авторы, чьи материалы по этой территории были использованы составителями.

Построение карты на такого рода листах убеждает в том, что для читателя работать с ней значительно удобнее, чем с принятыми у нас большими картами на 1—4 листах, либо с картами, собранными в атлас. Однако следует отметить, что в какой-то мере теряется восприятие растительности территории в целом. Поэтому очень полезным было бы составление общей обзорной карты (например, в масштабе 1 : 1 млн) всей территории ССР, что, конечно же, является трудоемкой задачей.

Словацкими ботаниками выполнен большой и важный труд, обобщающий современные сведения о растительном покрове Словакии. Составленная ими карта будет основой для проведения всех работ, касающихся растительного покрова ССР. Особо хочется отметить значение карты для охраны природы: она дает картину экологического состояния территории Словакии. Двухтомная работа прекрасно издана и оформлена. Ознакомление с ней полезно нашим геоботаникам и флористам.

Т. Л. Андриенко.

Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 24 VIII 1987.

CONTENT

Page

Schneyer V. S. Immunochemical method of comparison of proteins as a tool in plant systematics 1073

Gerasimenko T. V., Popova I. A., Alexandrova N. M., Gagen T. K. Chlorophyll content and photosynthesis in plants of the Vrangel island in the course of their growing 1085 1103

COMMUNICATIONS 1103

Naumenko Yu. V. Species composition of phytoplankton of the under current of the Tobol river 1103

Kravtsova T. I. Possible trends of seed coat changes in the process of the evolution of the *Orobanchaceae* (with special reference to the members of the flora of the USSR) 1106

Tsitlenok S. I., Vaishlya O. B. The B-chromosomes of *Festuca pratensis* 1116

Kulbaeva B. G. Anatomical and morphological characteristics of the seeds of some members of the genera *Heuchera* and *Tolmiea* (*Saxifragaceae*) 1120

Safonova I. N. Karyosystematic study of the tribes *Platystemoneae* and *Eschscholzieae* of the family *Papaveraceae* 1126

Antonova G. F., Stasova V. V. The formation and development of the tracheids in the annual increment of wood in trunks of *Larix sibirica* (*Pinaceae*) 1130

Plyushch T. A. On the synergid functions in angiosperms 1140

Starostina K. F. Photosynthesis of *Picea abies* (*Pinaceae*) seedlings in Piceetum forest 1146

Gambaryan S. K. On the liverwort flora of the «Kedrovaya Pad'» and the Far East Marine reserves (the south of the Primorye Territory) 1152

Tvorogov V. A. Partial floras of the neighbourhood of the neglected drill holes of the Harasavey (the Yamal peninsula) and the Yamburg (the Tazovsky peninsula) gas deposits 1152

Didukh Ya. P. Analysis of the ecologo-coenotical differentiation of the plant cover of the Mountain Crimea 1168

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 1179

Golovneva L. B. A new genus *Microconium* (*Cupressaceae*) from the Late Cretaceous deposits of the North-East of the USSR 1179

Makarova I. V. New combinations of taxa from the Late Miocene and the Early Pliocene diatom floras of the Sakhalin 1183

Botschantzev V. P., Gubanov I. A. A new species of the genus *Neotorularia* (*Brassicaceae*) from Mongolia 1186

Chaudhary R. P. A synopsis of the genus *Anemone* (*Ranunculaceae*) in Nepal and the adjacent regions of the Himalaya 1188

Askerova R. K., Mamedov N. A. New genera of the *Brassicaceae* family in Azerbaijan (Apsheron) 1203

Ovesnov S. A., Moskvina N. V. *Anemone dichotoma* (*Ranunculaceae*) in the Urals foothills of the Perm region 1205

CHROMOSOME NUMBERS 1207

Sveshnikova L. I., Zemskova E. A. Chromosome numbers in some members of the *Amaryllidaceae* family 1207

OBITUARIES 1209

Nosova L. M. In the memory of Genrietta Isaakovna Dokhman (1897—1987) 1209

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 1211

Golub V. B. *O. M. Dyomina, S. A. Arystangaliyev.* Meadow vegetation of Kazakhstan. 1986 1211

Stoyko S. M. *Ya. Kornaś, A. Medvetskaya-Kornaś.* Plant geography. 1986 1214

M. E. Kirpicznikov. *Rudolf Mansfeld's* Account of agricultural and horticultural plants (other than ornamental plants). 1986 1218

Andriyenko T. L. (*A review*). Geobotanical map of ČSSR. Slovak Socialist Republic. 1986 1220

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Шнеер В. С. Иммунохимический метод сравнения белков в систематике растений 1073
Герасименко Т. В., Попова И. А., Александрова Н. М., Гаген Т. К. Содержание хлорофилла и фотосинтез у растений о. Врангеля в течение их вегетации 1085

СООБЩЕНИЯ 1103

Науменко Ю. В. Видовой состав фитопланктона нижнего течения реки Тобол 1103
Кравцова Т. И. Возможные направления изменений семенной кожуры в процессе эволюции заразиховых (на примере *Orobanchaceae* флоры СССР) 1106
Цитленок С. И., Вайшля О. Б. В-хромосомы *Festuca pratensis* 1116
Кульбаева Б. Ж. Анатомо-морфологическая характеристика семян некоторых представителей родов *Heuchera* и *Tolmiea* (*Saxifragaceae*) 1120
Сафонова И. Н. Кариосистематическое изучение триб *Platystemoneae* и *Eschscholzieae* семейства *Papaveraceae* 1126
Антонова Г. Ф., Стасова В. В. Образование и развитие трахеид при формировании годичного прироста древесины в стволах *Larix sibirica* (*Pinaceae*) 1130
Плющ Т. А. К вопросу о функциях синергид покрытосеменных 1140
Старостина К. Ф. Фотосинтез всходов *Picea abies* (*Pinaceae*) в ельнике кисличнощитовниковом 1146
Гамбарян С. К. К флоре печеночных мхов заповедников «Кедровая падь» и Дальневосточного морского (юг Приморского края) 1152
Творогов В. А. Парциальные флоры окрестностей заброшенных буровых скважин Харасавэйского (п-ов Ямал) и Ямбургского (п-ов Тазовский) газовых месторождений 1159
Дидух Я. П. Анализ эколого-ценотической дифференциации растительного покрова Горного Крыма 1168

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 1179

Головнева Л. Б. Новый род *Microconium* (*Cupressaceae*) из позднемеловых отложений Северо-Востока СССР 1179
Макарова И. В. Новые комбинации таксонов из позднемиоценовых-раннеплиоценовых диатомовых флор Сахалина 1183
Бочанцев В. П., Губанов И. А. Новый вид рода *Neotorularia* (*Brassicaceae*) из Монголии 1186
Чаудхари Р. П. Обзор рода *Anemone* (*Ranunculaceae*) в Непале и прилежащих к нему районах Гималаев 1188
Аскерова Р. К., Мамедов Н. А. Новые роды семейства *Brassicaceae* для Азербайджана (Апшерон) 1203
Овеснов С. А., Москвина Н. В. *Anemone dichotoma* (*Ranunculaceae*) в Пермском Предуралье 1205

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 1207

Свешникова Л. И., Земскова Е. А. Числа хромосом некоторых представителей семейства *Amaryllidaceae* 1207

ПОТЕРИ НАУКИ 1209

Носова Л. М. Памяти Генриетты Исааковны Дохман (1897—1987 гг.) 1209

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1211

Голуб В. Б. *О. М. Демина, С. А. Арыстангалиев.* Луговая растительность Казахстана. 1986 1211
Стойко С. М. *Я. Корнась, А. Медвецкая-Корнась.* География растений. 1986 1214
Кирпичников М. Э. *Рудольфа Мансфельда.* Перечень культивируемых сельскохозяйственных и садовых растений, исключая декоративные. 1986 1218
Андриенко Т. Л. (*Рецензия*). Геоботаническая карта ЧССР. Словацкая Социалистическая Республика. 1986 1220

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР» ВЫПУСКАЕТ В 1989 г.

Рейвен П., Иверт Р., Айхгорн С. **Современная ботаника** / Пер. с англ. 93 л., 9 р. 10 к.,
плановый тираж 100 000 экз.

Написанная авторитетными американскими учеными краткая, но энциклопедически полная сводка по ботанике, не имеющая аналогов в отечественной литературе. Для перевода использовано 4-е, переработанное издание 1986 г. Материал изложен в эволюционно-экологическом ключе. Книга построена нестандартно, гармонично, великолепно иллюстрирована.

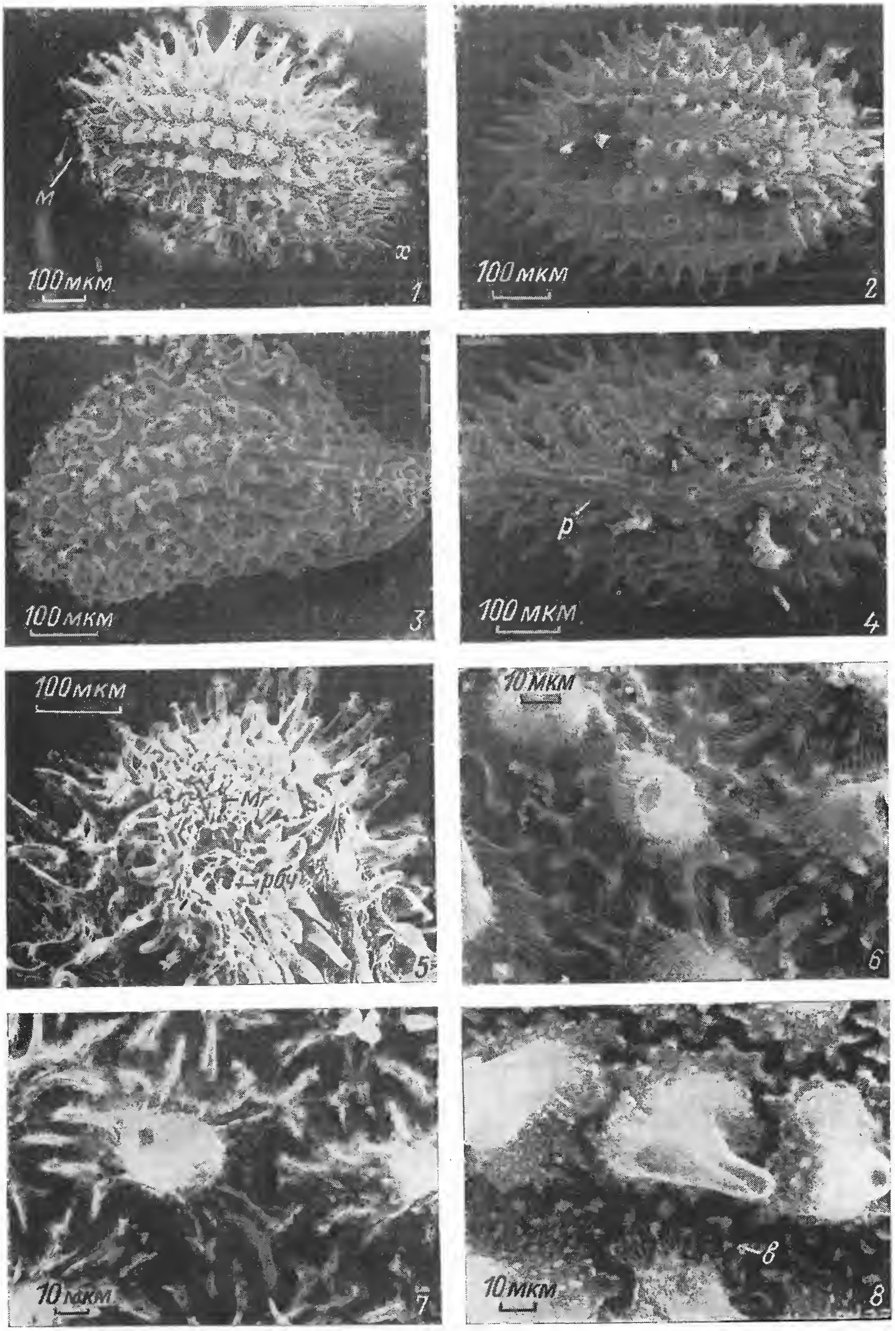
Содержание. Структура растительной клетки. Внутриклеточный обмен веществ и энергии. Генетика растений. Классификация. Строение и развитие покрытосеменных. Регуляторы роста растений. Потребление и транспорт питательных веществ и воды. Эволюция растений. Словарь терминов.

Из рецензий: «Издание этой замечательной книги очень обогатит нашу не очень богатую литературу по современной ботанике» (акад. А. Л. Тахтаджян); «Книга может послужить базовым учебником по ботанике и прекрасным справочником для любого биолога; ее полезно прочитать всем интересующимся естествознанием» (проф. А. С. Антонов); «Не исключено, что появление книги будет способствовать изменению программ общих курсов ботаники» (чл.-корр. АН СССР В. Н. Тихомиров).

Для специалистов-ботаников, студентов-биологов, преподавателей биологии в школе, всех интересующихся вопросами биологии.

Темплан издательства «Мир» на 1989 г., № 105.

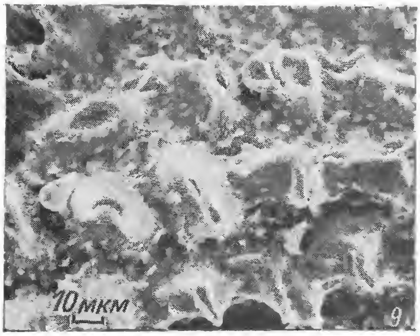
Заказы принимаются магазинами научно-технической книги, в частности магазином «Техническая книга» в Ленинграде, Пушкинская ул., д. 2.

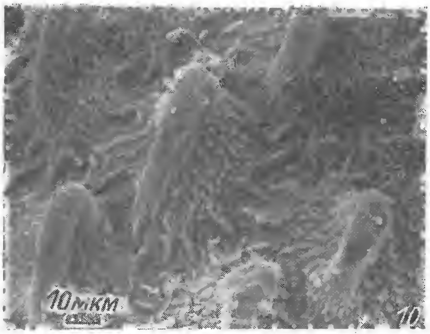


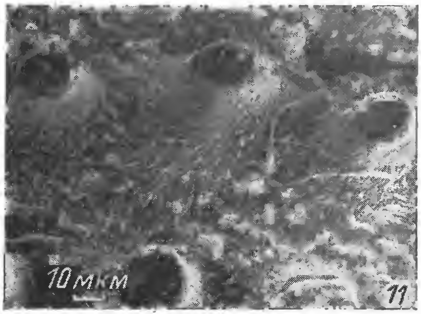
1—3 — общий вид семян со стороны антирафе: *1* — *Heuchera pubescens*, *2* — *H. hispida*, *3* — *H. acutifolia*; *4* — общий вид семени *H. cylindrica* со стороны рафе; *5* — микропилярный конец семени *H. cylindrica*; *6—12* — центральная группа клеток антирафе: *6* — *H. cylindrica*, *7* — *H. richardsonii*, *8* — *H. pubescens*, *9* — *H. acutifolia*, *10* — *H. americana*, *11* — *H. hispida*, *12* — *H. macrophylla*; *13—16* — *Tolmiea menziesii*: *13* — общий вид, *14* — микропилярный конец семени, *15* — центральная группа клеток антирафе, *16* — район микропиле—рубчик.

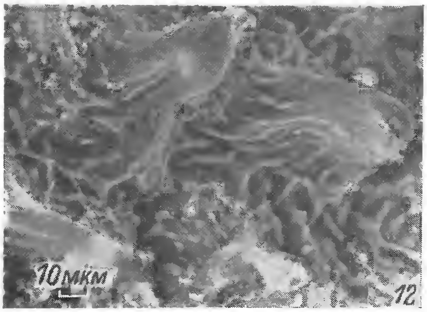
х — халаза, *рбч* — рубчик, *в* — воск.

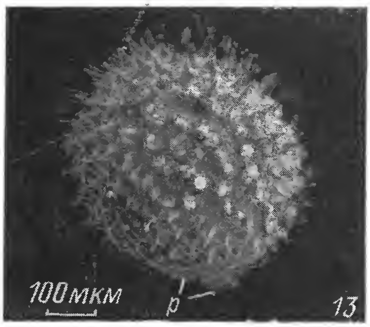
К с. 1121

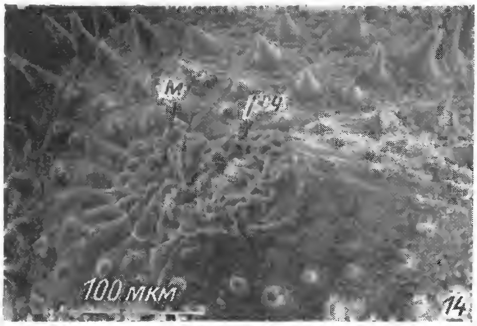

10 мкм
9

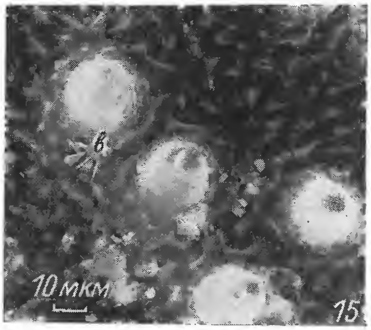

10 мкм
10

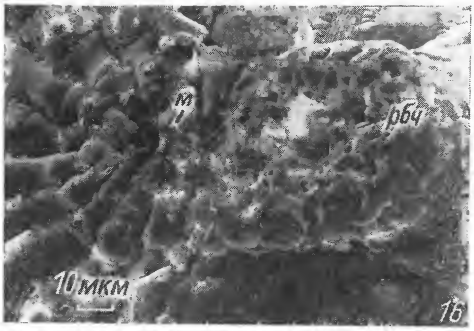

10 мкм
11


10 мкм
12


100 мкм
р
13


м
рбч
100 мкм
14


в
10 мкм
15


м
рбч
10 мкм
16

К ст. Т. А. Плющ, с. 1141

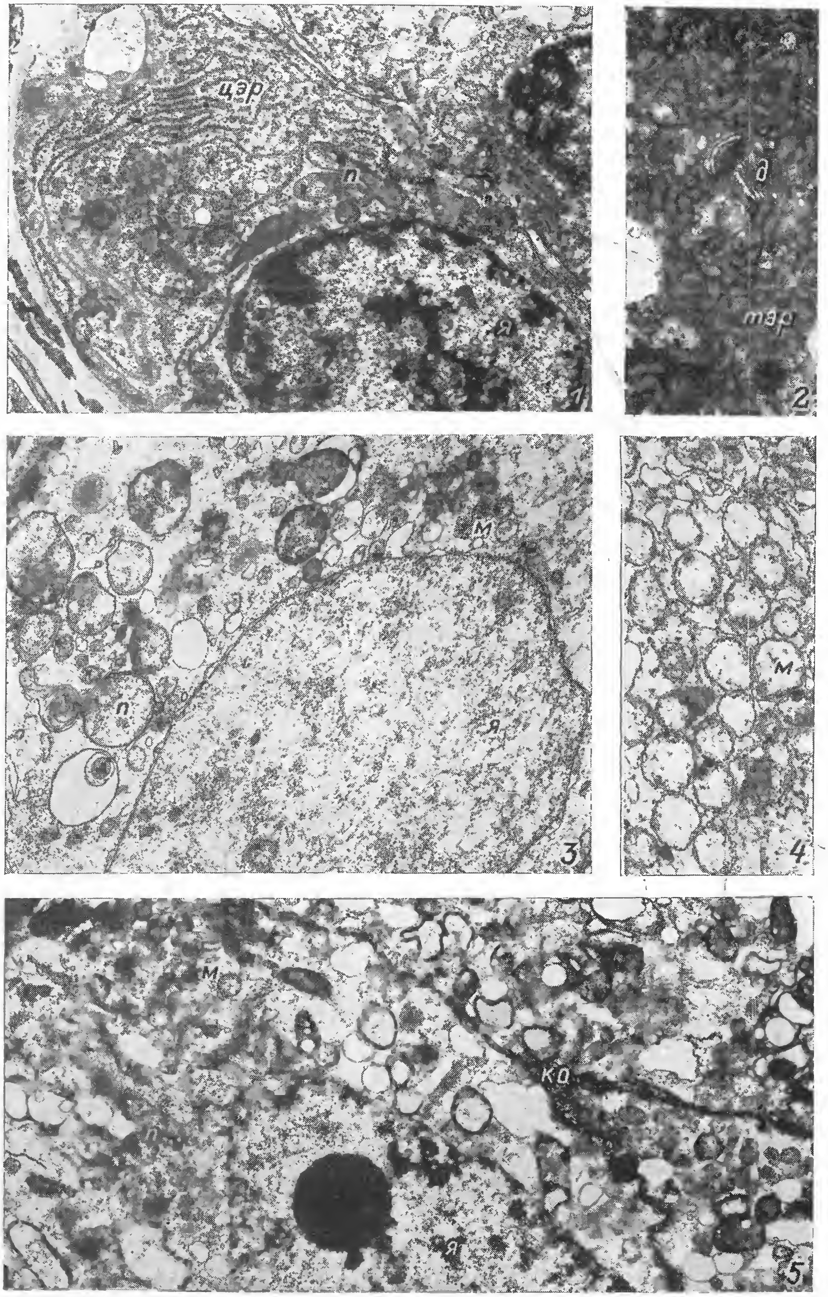


Таблица I.

Фрагменты синергид: *1* — *Calanthe vestita*, ×5280; *2* — *Crepis tectorum*, ×11 200. Фрагменты клеток яйцевого аппарата: *3* — *Peperomia blanda*, ×8 480; *4* — *Gagea lutea*, ×13 360; *5* — *Lilium regale*, ×4160. *я* — ядро, *м* — митохондрия, *п* — пластида, *д* — диктиосома, *цэр* — цистерноидный эндоплазматический ретикулум, *тэр* — трубчатый эндоплазматический ретикулум, *ко* — клеточная оболочка.

К с. 1142

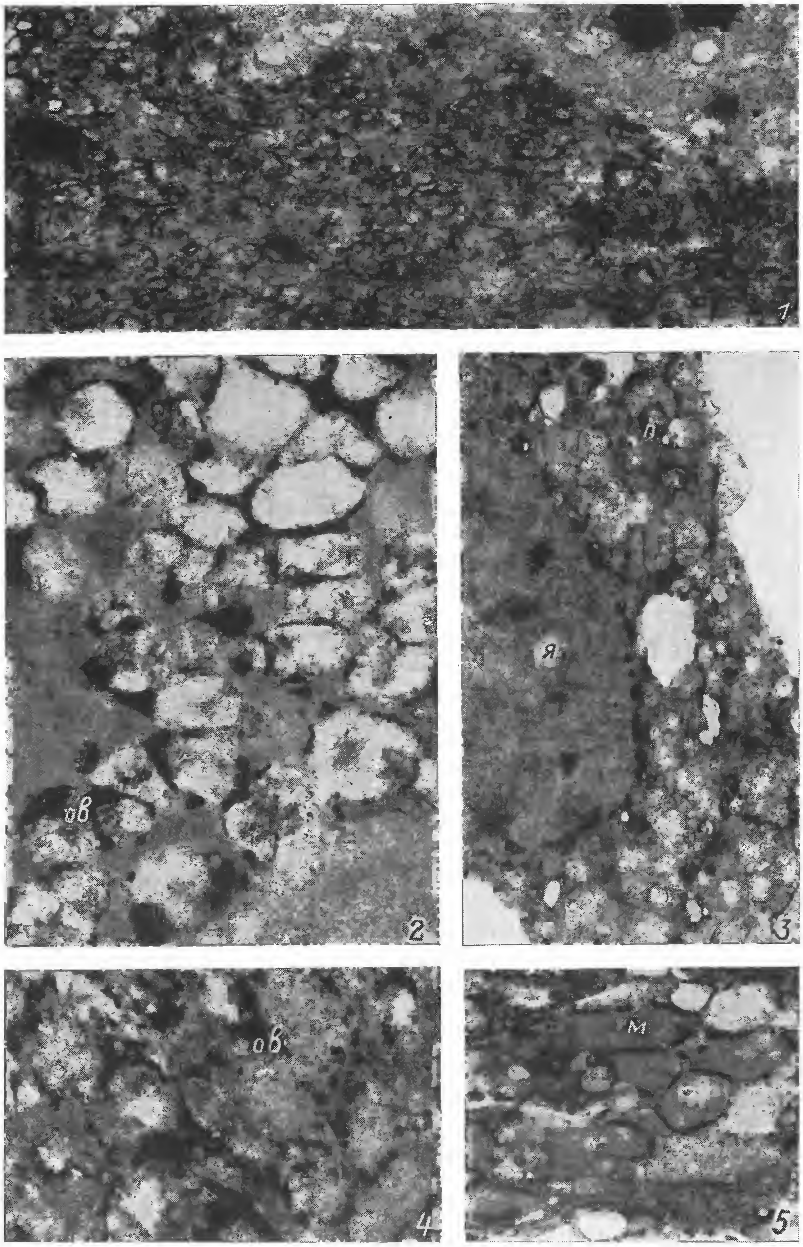


Таблица II.

Фрагменты дегенерировавших синергид: *1* — *Crepis tectorum*, ×5 600; *2* — *Gagea lutea*, ×27 200; *3* — *Peperomia blanda*, ×7840; *4* — *Nicotiana rustica*, × 20 960. Фрагмент вскрывшейся пыльцевой трубки *Oenothera biennis* — *5*, ×20 000. *ов* — осмиофильное вещество. Остальные обозначения, как на табл. I.

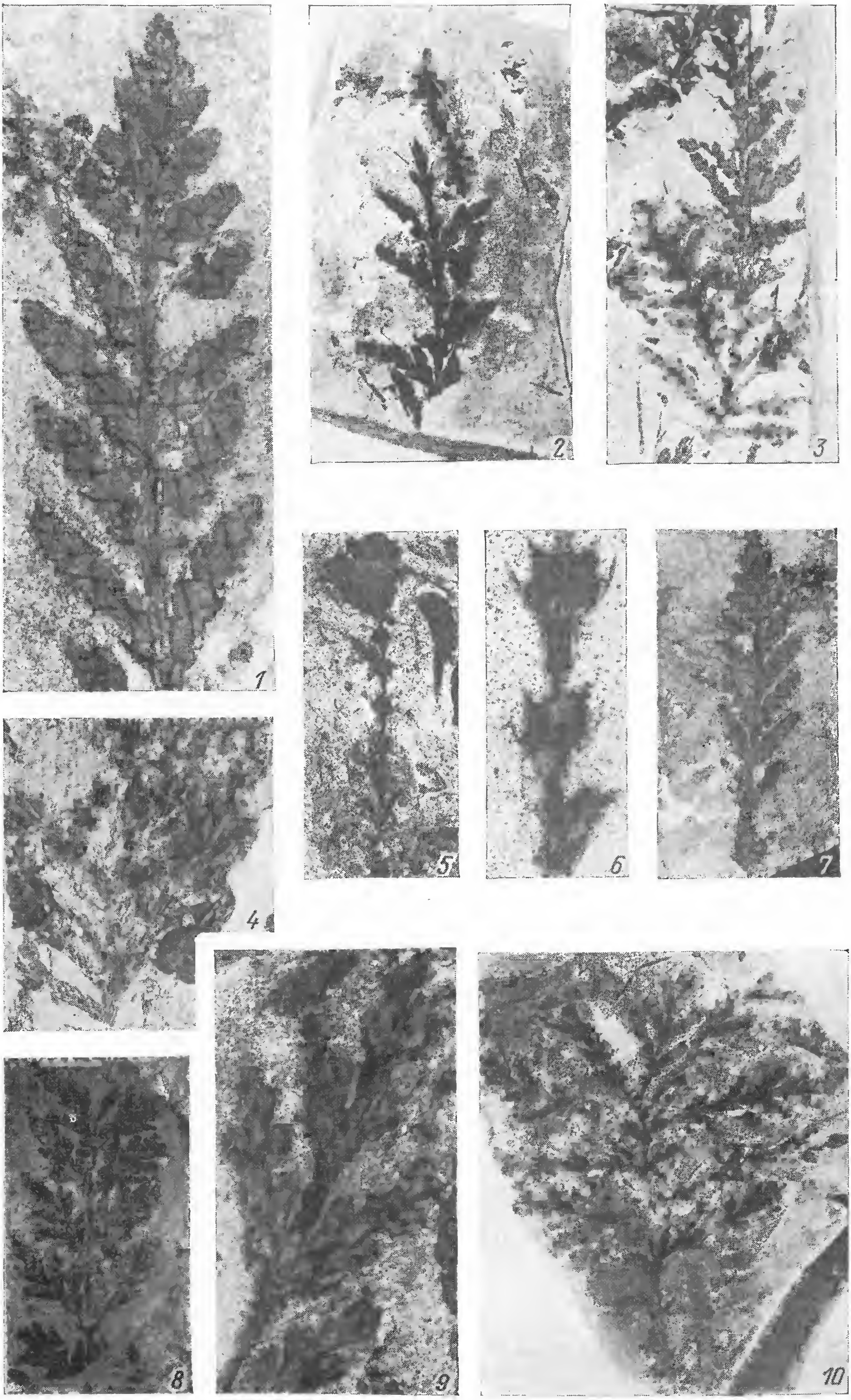


Таблица I. *Microconium beringianum.* *1—7* — обр. 191, вегетативный побег: *1* — ×3; *2* — обр. К-5, верхушечный побег; *3* — обр. К-6; *4* — обр. 430, ×2, чешуевидные листья в основании побегов первого порядка; *5* — обр. 212, побег с почками; *6* — обр. К-7, ×4.5, почки; *8* — обр. 431, веточки с ветвлением третьего порядка; *9* — обр. К-8, ×5, молодые побеги, прорастающие из почек; *10* — обр. К-9. (*2*, *3*, *5*, *7*, *8*, *10* — натур. вел.).

К с. 1179

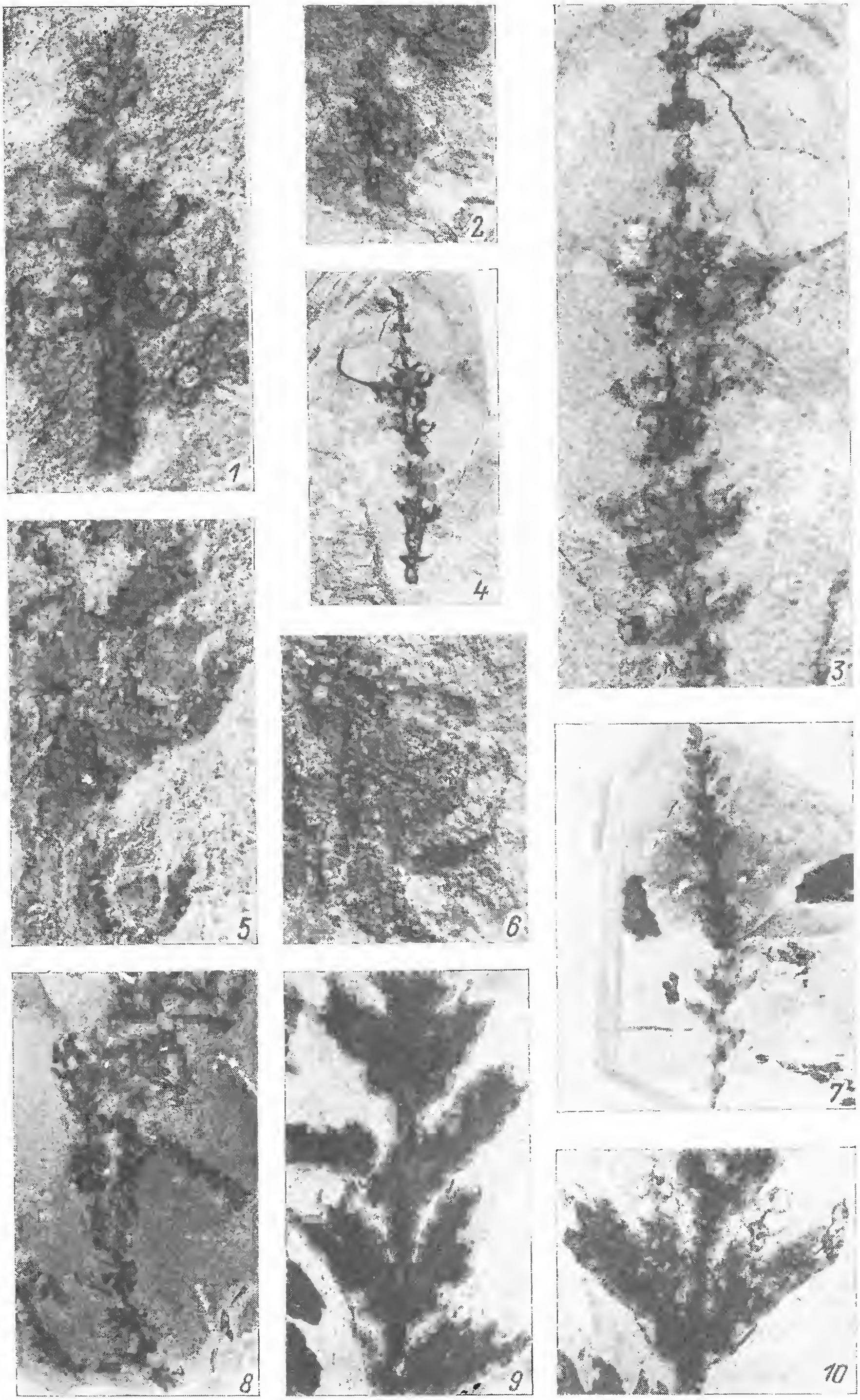


Таблица II. *Microconium beringianum*. *1*, *2* — обр. 194, генеративный побег с шишками; *1* — ×3; *3*, *4* — обр. 192, генеративный побег с шишками; *3* — ×3; *5* — обр. 192, ×7, шишка с треугольными нижними чешуями; *6* — обр. 202, ×7, шишка с округлояйцевидными нижними чешуями; *7*, *9*, *10* — побеги с предполагаемыми остатками мужских шишек; *7* — обр. К-10; *9* — обр. К-11, ×4; *10* — обр. К-10, ×4; *8* — обр. 199, ×1, голотип, вегетативный побег, ассоциированный с женскими шишками. (*2*, *4*, *7*, *8* — натур. вел.),

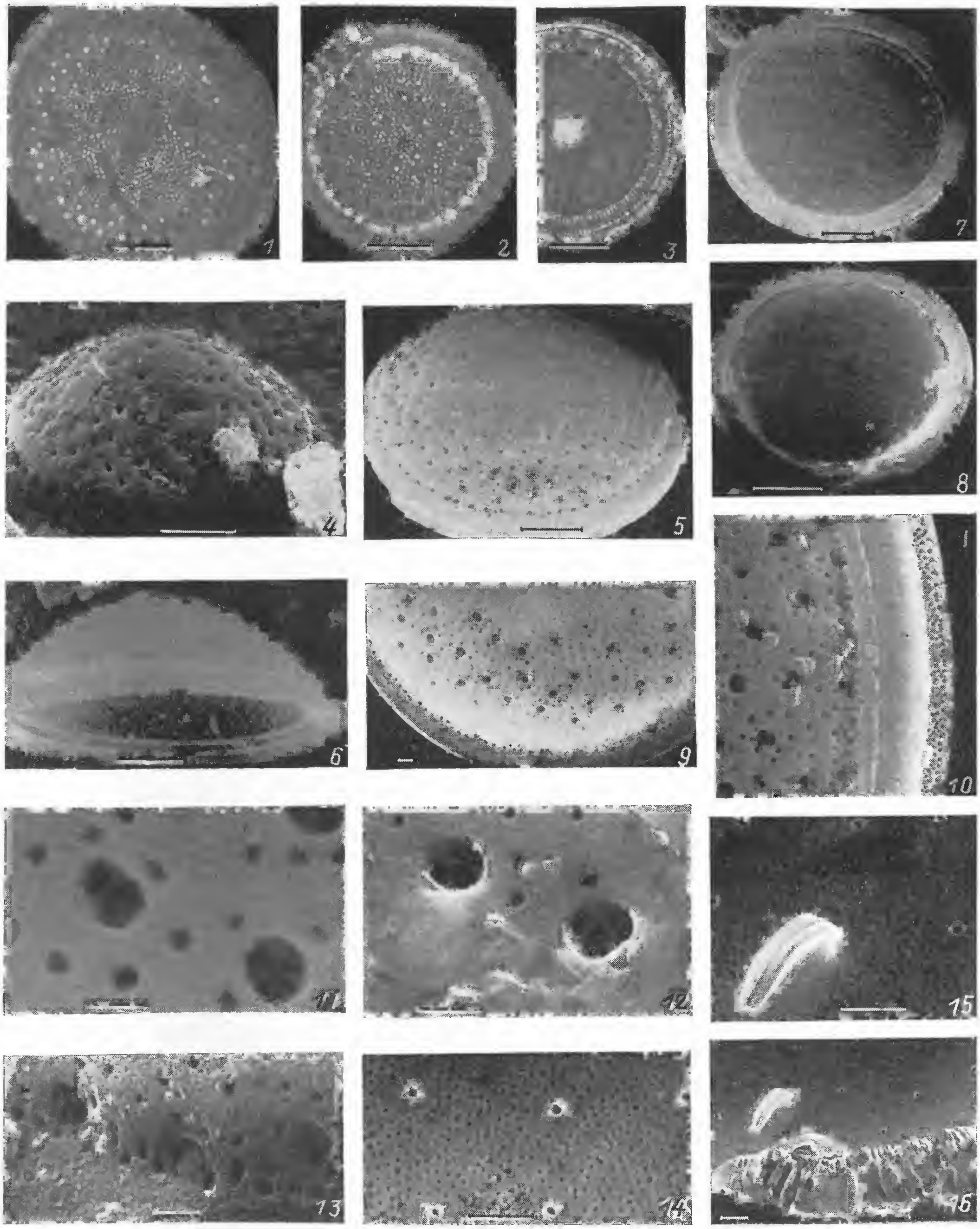


Таблица I. *Porosira punctata.*

1 — створка; *2, 3* — створка в различных фокусах; *4, 5* — наружная поверхность створок; *6* — створка с наружной и внутренней поверхностей; *7, 8* — створка с внутренней поверхности; *9, 10* — край створки; *11, 12* — мелкие форамены ареол и крупные отверстия выростов с опорами, через которые видны сопутствующие поры, открывающиеся в полость трубки выроста; 13 — одно отверстие краевого выроста с опорами; *14* — крибрум и выросты с опорами на внутренней поверхности створки; *15* — двугубый вырост; *16* — край створки с внутренней поверхности и слом через ареолы. Шкала, мкм: *1—8* — 10, *9—16* — 1. *1—3* — СМ; *4—16* — СЭМ.

К с. 1185

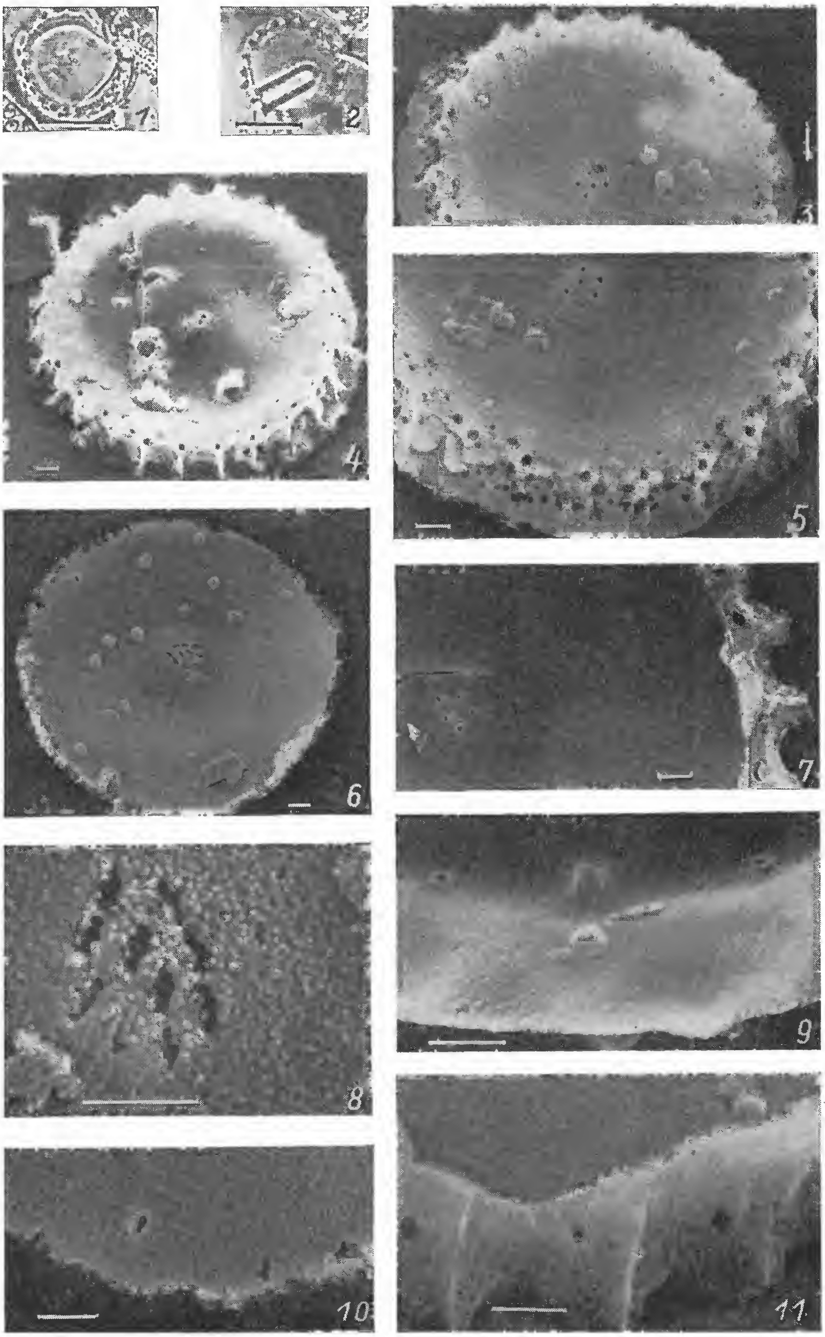


Таблица II. *Thalassiosira sheshukovae.*

1—2 — различные створки; *3—5* — наружная поверхность створок: отверстия центральных выростов с опорами и небольшие трубки краевых выростов с опорами; *6—10* — внутренняя поверхность створок; *6* — створка, *7* — часть створки; *8* — центр створки с отломанными трубками выростов с двумя сопутствующими порами; *9* — двугубый вырост и 2 краевых выроста с опорами; *10* — отверстия отломанных выростов; *11* — край загиба. Шкала, мкм: *1*, *2* — 10, *3—11* — 1. *1*, *2* — СМ; *3—11* — СЭМ.

1 р. 90 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1988, т. 73, 8, 1073—1224